

00322

109



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

EL REGISTRO DE OFIUROIDEOS FOSILES DE MEXICO Y  
LA DESCRIPCION DE DOS NUEVAS FORMAS PARA EL  
CRETACICO Y TERCIARIO.

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE  
B I O L O G A  
P R E S E N T A :

LEONORA MARTIN MEDRANO

DIRECTOR: DR. PEDRO GARCIA BARRERA



FACULTAD DE CIENCIAS  
UNAM

MEXICO, D. F.,



FACULTAD DE CIENCIAS  
SECCION ESCOLAR

2003

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



UNIVERSIDAD NACIONAL  
AUTÓNOMA DE  
MÉXICO

**DRA. MARÍA DE LOURDES ESTEVA PERALTA**  
Jefa de la División de Estudios Profesionales de la  
Facultad de Ciencias  
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo escrito:

"El Registro de ofiuroides fósiles de México y la descripción de dos nuevas formas para el Cretácico y Terciario"

realizado por Leonora Martín Medrano

con número de cuenta 9755933-7, quién cubrió los créditos de la carrera de Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis Dr. Pedro García Barrera  
Propietario

Propietario Dra. Sara A. Quiróz Barroso

Propietario Dra. Rosaura Mayen Estrada

Suplente M. en C. Francisco A. Solís Marín

Suplente Biol. Daniel Navarro Santillán

FACULTAD DE CIENCIAS  
U. N. A. M.

Consejo Departamental de Biología

M. en C. ~~Juan Manuel Rodríguez Chávez~~



DEPARTAMENTO  
DE BIOLOGÍA

## AGRADECIMIENTOS

Antes que nada, quiero agradecer a todas las personas que mencionaré más adelante, por que de alguna u otra forma han influido en mi vida y me han ayudado a salir adelante; gracias por su apoyo y confianza.

Agradezco al Dr. Pedro García Barrera por ser, antes que nada, mi amigo y confidente, guía en todo momento. Gracias Peter por hacer que esta tesis saliera adelante, gracias por tus enseñanzas, por tu paciencia, y por tu amistad.

Agradezco a Héctor Hernández y Edgar Gaytán por que gracias a sus fotografías e ilustraciones, hicieron que esta tesis luzca como yo me lo esperaba.

A la Dra. Sara A. Quiróz Barroso por ser parte de este proyecto, pero sobre todo, por confiar en mi desde el principio.

Agradezco a la Dra. Rosaura Mayen Estrada por ser ella la primera en mostrarme el maravilloso mundo de los equinodermos, gracias por compartir tus conocimientos conmigo.

Al Dr. Francisco A. Solis Marín por hacerme ver mis errores y encaminarme a resolverlos.

A mis compañeros y amigos Daniel Navarro Santillán e Itzia Nieto López, por ser mi apoyo incondicional y mi sustento en los momentos más difíciles, gracias por formar parte de mi vida.

A la Dra. Marisol Montellano Ballesteros y Gerardo Álvarez Reyes, porque ustedes me iniciaron en la paleontología, por darme una oportunidad desde el principio, por confiar en mi y por su amistad.

A Jesús Alvarado, por ser tu siempre quien me hace ver las cosas de una manera diferente a como las vemos el resto de las personas, por ser tu una parte fundamental de esta tesis, gracias por tu apoyo incondicional.

Gracias a mis queridos papás Malú, Raúl y Alonso, porque ustedes me han enseñado la dedicación y empeño con la que hay que hacer cualquier cosa en la vida, porque ustedes me alientan a salir adelante cada vez que tropiezo y eso ha

formado mi carácter, han logrado que sea la persona que soy ahora, gracias por su amor.

A mis queridos hermanos Diego y Rodrigo, a mi cuñada, abuelos, tíos, y primos, por quererme y apoyarme, por estar conmigo y por eso, por ser mi familia.

A todos mis amigos y mis amigas del alma, Cristina, Paty, Lucía e Yvonne, gracias por ser mis hermanas.

Quiero dedicar esta tesis al recuerdo de mi adorada abuela, Luz María, a quien amé profundamente hasta el último momento de su vida, y ahora vive en mi corazón.

Autorizo a la Dirección General de Bibliotecas de la UNAM a difundir en formato electrónico e impreso el contenido de mi trabajo recepcional.

NOMBRE: Leonor

Martín Medrano

FECHA: 11 marzo 2003

FIRMA: Leonor

## **Plegaria de un ofiuroideo**

Señor,  
La profundidad me invade.  
¿A caso ser como Lucifer, cayendo  
del cielo y abandonada al tormento de  
las olas y los depredadores, es el precio de mi  
increíble belleza?

Mira,  
Yo soy una estrella de sangre y fuego.  
Trato de recordar que pertenezco a la  
realeza, que puedo hipnotizar a cualquiera  
con el movimiento de mis brazos, y que  
mi belleza es incalculable... pero es inútil.  
Me arrastro sobre la arena,  
Abro mis brazos y sueño, sueño, sueño...

Señor,  
¿No podría un ángel tomarme desde el  
fondo del océano y llevarme  
de nuevo a tu cielo?

**¡¡Que así sea!!**

**Modificado de Lawrence 1987.**

**“EL REGISTRO DE OFIUROIDEOS FÓSILES DE  
MÉXICO Y LA DESCRIPCIÓN DE DOS NUEVAS  
FORMAS PARA EL CRETÁCICO Y TERCIARIO”**

# INDICE

RESUMEN.....	1
INTRODUCCIÓN	
PHYLUM ECHINODERMATA.....	2
CLASE OPHIUROIDEA.....	3
REGISTRO FÓSIL DE EQUINODERMOS.....	6
REGISTRO FÓSIL DE OFIUROIDEOS.....	8
REGISTRO FÓSIL DE OFIUROIDEOS EN MÉXICO	
TRABAJOS PREVIOS.....	10
LISTADO DE OFIUROIDEOS FÓSILES MEXICANOS.....	11
OBJETIVOS.....	13
METODOLOGÍA.....	14
ANTECEDENTES DEL AREA DE ESTUDIO.....	16
LOCALIZACIÓN DE ÁREA DE ESTUDIO.....	17
MARCO GEOLÓGICO	
GENERALIDADES.....	19
ESTRATIGRAFÍA LOCAL DEL ÁREA DE ESTUDIO.....	23
PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA.....	25
PALEOAMBIENTE.....	35
CONSIDERACIONES TAFONÓMICAS.....	37
DISCUSIÓN.....	44
CONCLUSIONES.....	46
BIBLIOGRAFÍA.....	48

## RESUMEN

El registro de ofiuroides fósiles en México es sumamente escaso y hasta el momento, ninguno de los ejemplares se han descrito formalmente.

El primer ofiuroides fósil aquí descrito procede de la Formación San Juan del Eoceno medio, de la localidad "El Jobo" en el Estado de Chiapas. El ejemplar se encuentra asociado a una diversidad de organismos fósiles, entre los que se cuentan foraminíferos, corales, bivalvos, gasterópodos, cangrejos, equinodermos, peces teleosteos y condriictos, reptiles, sirénidos, entre otros; lo que representa un ambiente costero intermareal, y una asociación fósil alóctona. De manera preliminar, dicho ejemplar corresponde a la Familia Ophiroleucidae. Está permineralizado, y el grado de preservación es excelente, esto se puede deber a su pequeño tamaño, a la constitución del endoesqueleto, al tipo de fosilización, y al rápido enterramiento en un sedimento fino.

El segundo ejemplar descrito proviene de la Formación Aguja ubicada en el Estado de Chihuahua, pertenece al Cretácico superior; este espécimen corresponde a la Familia Amphiuridae. El tipo de fosilización que presenta es impresión carbonosa y tiene un excelente grado de conservación. No se tienen los datos completos de campo, ni el nivel estratigráfico de donde proviene.

La interpretación de la historia evolutiva de los ofiuroides se ha visto modificada y alterada por la falta de un registro fósil completo, y mal interpretada como un grupo biológico que es exitoso sólo en la actualidad.

Dada su aparente escasez, el presente trabajo representa una contribución importante para el conocimiento de los ofiuroides fósiles en nuestro país.

# INTRODUCCIÓN

## PHYLUM ECHINODERMATA

Los equinodermos son un grupo de organismos exclusivamente marinos; la mayoría son bentónicos y se distribuyen desde la zona litoral hasta la abisal (Barnes y Ruppert 1996).

Son animales deuterostomados, con clivaje radial e indeterminado, enterocélicos (Barnes y Ruppert 1996). Cuando se presentan, sus larvas poseen una simetría bilateral, que deriva a una simetría radial pentámera secundaria en los adultos. Las partes corporales están organizadas en un eje oral-aboral. Poseen un endoesqueleto que se deriva del tejido mesodérmico formado por dos tipos de componentes: a) el estroma, capa de tejido conjuntivo enriquecida de colágeno; y b) el estereoma, formado por placas u osículos de carbonato de calcio fusionados o separados, los cuales están incluidos en el estroma (Barnes y Ruppert 1996).

El carácter más distintivo de los equinodermos es la presencia de un sistema de conductos celómicos y apéndices superficiales, que en conjunto constituyen el sistema vascular acuífero o sistema ambulacral (Lawrence 1987). Estos conductos internos se comunican con el exterior por medio de una estructura superficial llamada madreporita. Probablemente, en su origen este sistema tenía la función de capturar y transportar los alimentos, pero en la mayoría de los equinodermos ha asumido un papel locomotor y de intercambio gaseoso (Barnes y Ruppert 1996).

El sistema nervioso en estos organismos está compuesto por un anillo y nervios radiales; usualmente dos o tres redes nerviosas están localizadas en diferentes niveles del cuerpo (Hickman *et al.* 1995). Carecen de órganos excretores bien diferenciados.

Actualmente existen cerca de 6,600 especies de equinodermos incluidas en 6 Clases: Asteroidea con 1,800 especies, Ophiuroidea con 2,000 especies, Crinoidea con 700 especies, Echinoidea con 900 especies, Holothuroidea con 1,200 especies, y Concentricycloidea con 2 especies (Hendler *et al.* 1995).

## CLASE OPHIUROIDEA

Los ofiuroides son equinodermos conocidos como estrellas quebradizas, estrellas serpiente, estrellas canasta, o simplemente ofiuroides. Poseen un cuerpo estelado con cinco brazos ramificados o no, los cuales están muy diferenciados del disco central, generalmente aplanado con un contorno circular o pentagonal (Barnes y Ruppert 1996) (Figura 1); utilizan sus brazos y apéndices como órganos prensiles para adherirse al sustrato y para mantener la posición de su cuerpo (cara oral del disco hacia abajo) (Lawrence 1987). Los brazos están articulados por la presencia de osículos o vértebras, que son placas esqueléticas dispuestas en pares a lo largo del brazo, cada vértebra está rodeada por cuatro escudos o placas: uno aboral, uno oral, y dos laterales (Figura 1). Cada escudo lateral puede presentar entre 2 y 15 espinas de tamaño y forma variable o carecer completamente de ellas (Barnes y Ruppert 1996); el número de espinas y el grado de desarrollo de éstas, varía a lo largo del brazo (Lawrence 1987). Los surcos ambulacrales se encuentran entre las vértebras y la hilera de placas orales de los brazos (Blake 1980). El centro de la superficie oral del disco está compuesto por una serie de placas (escudos orales o placas peristomales) que rodean la boca y forman un aparato masticador constituido por mandíbulas, dientes, y papilas orales (Hendler *et al.* 1995) (Figura 1). La madreporita (la entrada de agua al sistema vascular acuífero) se encuentra en la placa del interambulacro CD sobre la superficie oral (Barnes y Ruppert 1996).

Los ofiuroides pueden ser carnívoros (principalmente se alimentan de crustáceos y poliquetos), carroñeros, consumidores de materia sedimentada o filtradores (Barnes y Ruppert 1996). Al no tener ano ni intestino, estos equinodermos eliminan los desechos por medio de las paredes de las bursas (sacos internos, generalmente 10, que representan invaginaciones de la superficie oral del disco y que se encuentran situadas junto a los márgenes de los brazos), las cuales también asumen un papel en la reproducción y en el intercambio gaseoso (Barnes y Ruppert 1996). Ciertos ofiuroides pueden reproducirse asexualmente cuando el disco se divide a la mitad, pero la mayoría son dioicos con reproducción sexual y fecundación externa, también existen especies hermafroditas (Lawrence 1987). Los órganos de

los sentidos están representados por células epiteliales sensoriales dispersas (Barnes y Ruppert 1996); en los extremos de los brazos presentan cristales de calcita que en conjunto podrían formar una especie de ojo compuesto, sin embargo, al no tener un sistema nervioso centralizado, no hay un lugar específico donde formar imágenes, por lo tanto estos cristales funcionan como fotorreceptores, lo que les permite percibir la dirección e intensidad de la luz (Aizenberg *et al.* 2001).

La mayoría de los ofiuroideos tienen la capacidad de desprender alguno de sus brazos si se sienten amenazados y la porción perdida se regenera posteriormente, las lesiones que pueden presentar en los brazos o en el disco, son causadas por los depredadores (Aronson 1987). Los ofiuroideos son equinodermos relativamente pequeños, ya que el diámetro del disco varía entre los 2 y 65 mm (Lawrence 1987). Viven en todos los tipos de hábitat marinos y son abundantes sobre los fondos blandos, tanto en aguas costeras, como a grandes profundidades. Pueden utilizar grietas, agujeros, espacios entre las rocas u otros huecos naturales como refugios (Barnes y Ruppert 1996).

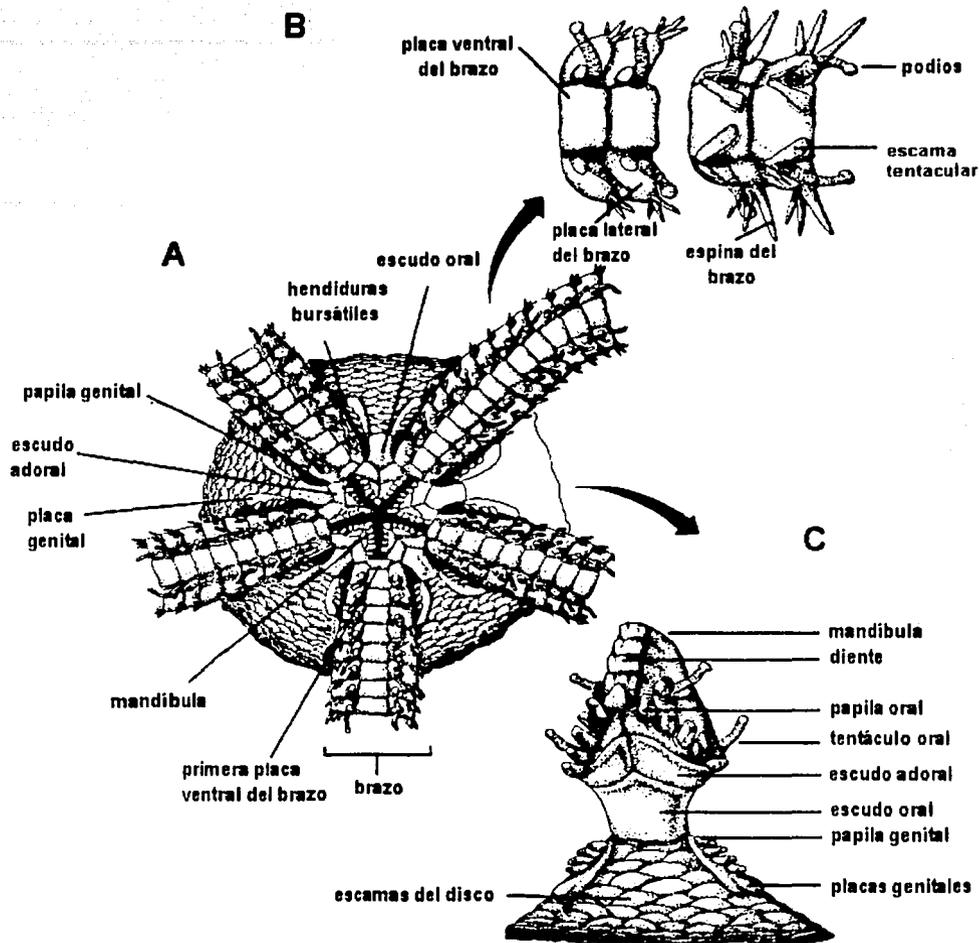


Figura 1. Caracteres anatómicos de un ofiuroideo: A, la superficie oral del disco; B, la superficie ventral de un brazo de un ofiuroideo típico; C, las estructuras de la mandíbula que se proyectan hacia la boca, y el interrradio ventral del disco (Tomado de Hendler *et al.* 1995).

## REGISTRO FÓSIL DE EQUINODERMOS

Considerando todas las especies conocidas de animales (fósiles y recientes), los equinodermos tan sólo constituyen el 2% del total de los existentes (Tasch 1980). Sin embargo, su permanencia en el planeta se remonta hasta el Precámbrico y su registro fósil, en conjunto con el de los moluscos, braquiópodos y artrópodos, representa uno de los más antiguos y abundantes de todo el Reino animal (Barnes y Ruppert 1996).

Los primeros equinodermos aparecen hace cerca de 600 ma. representados por una forma muy relacionada con los equinoideos; *Tribrachidium*, el cual fue reportado en la fauna de Ediacara (Boardman *et al.* 1987). A mediados del Cámbrico aparecen muchas de las clases de este grupo, pero sin la evidencia de un ancestro directo. En el Ordovícico llegaron a ser un grupo muy diverso ya que todas las Clases del grupo se encontraban bien establecidas. En el periodo Carbonífero, este grupo vuelve a diversificarse y el número de géneros se ve incrementado (Boardman *et al.* 1987). Sólo 6 de las Clases de equinodermos lograron dejar líneas de descendencia que sobrepasaron el límite Pérmico-Triásico que pone fin al Paleozoico, y a partir de estas extinciones, sólo estas Clases han logrado sobrevivir hasta nuestros días: Asteroidea, Crinoidea, Ophiuroidea, Holothuroidea, Echinoidea, y Concentricycloidea (Hendler *et al.* 1995). Durante la Era Mesozoica, el periodo de mayor proliferación de equinodermos fue el Cretácico. Ya en la Era Cenozoica, durante el Eoceno, las formas fósiles de equinodermos son muy abundantes. Las clases más exitosas a través del tiempo han sido Crinoidea y Echinoidea (Boardman *et al.* 1987) (Figura 2).

Dentro de este Phylum existen aproximadamente 16 Clases extintas (Figura 2), con más de 13,000 especies fósiles descritas (Hendler *et al.* 1995).

Aunque no es continuo a través del tiempo, los equinodermos tienen un registro fósil amplio y detallado, con más especies fósiles que especies actuales, y un gran número de clases extintas. El número de especies y géneros fósiles que han sido descritos, probablemente representan sólo un mínimo porcentaje de la

diversidad total de los equinodermos fósiles que debieron de haber existido (Boardman *et al.* 1987).

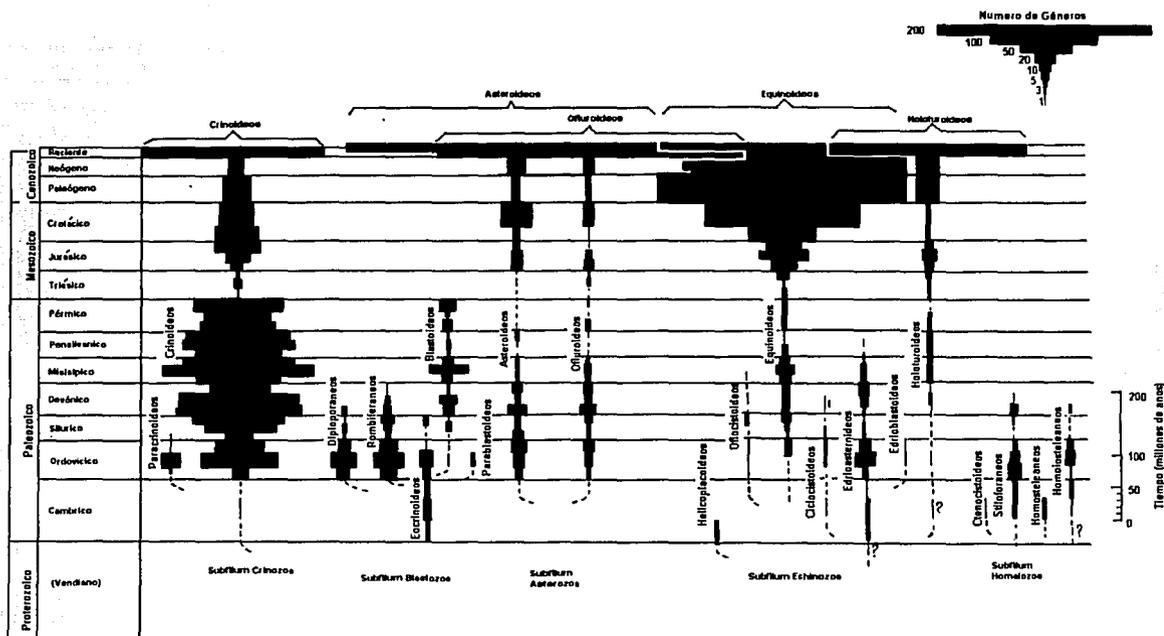


Figura 2. El registro fósil del Phylum Echinodermata (Tomado de Boardman *et al.* 1987).

Para que los equinodermos se preserven completos es necesario un enterramiento rápido después de la muerte, o en posición de vida (Goldring 1999).

Los equinodermos fósiles son muy abundantes en unidades rocosas depositadas en ambientes marinos alejados de la línea de costa, o en rocas formadas en ambientes arrecifales (Boardman *et al.* 1987) tales como lutitas, limolitas y calizas, cuya textura fina permite conservar sus delicados esqueletos (Clarkson 1986). Es poco frecuente encontrar fósiles de equinodermos en rocas

formadas en ambientes intermareales y deltas, ya que en éstos se depositan sedimentos de texturas gruesas, tales como las arenas, que no permiten una buena conservación de estos organismos (Clarkson 1986).

## REGISTRO FÓSIL DE OFIUROIDEOS

El registro fósil de los ofiuroides comienza en el Ordovícico temprano, aunque se cree que se originaron a partir de un ancestro hipotético al mismo tiempo que los primeros asteroideos en el Cámbrico (Figura 2). Durante el Ordovícico su registro fósil es escaso y a principios del Silúrico sus restos indican que estuvieron a punto de extinguirse, pues solamente se tiene registro de un solo género. Los ofiuroides presentan un periodo de recuperación en el Devónico Temprano, pero no llegan a ser muy abundantes, su diversidad continúa siendo muy baja hasta mediados del Cretácico, periodo donde lograron recuperar su abundancia, representados por 10 géneros. Al inicio del Terciario son muy escasos y están representados únicamente por 3 géneros, en el Neógeno hay 5 géneros reportados, sin embargo, en la época reciente son los equinodermos más abundantes y exitosos, representados por más de 200 géneros (Boardman *et al.* 1987) (Figura 2).

En el Ordovícico, los primeros dos grupos de ofiuroides agrupados en los Ordenes Stenurida y Oegophiurida (Figura 3), fueron habitantes de aguas poco profundas, de movimientos lentos, y se alimentaban de partículas suspendidas (Bambach 1985). Éstos ofiuroides primitivos fueron sustituidos por otros dos Ordenes, los Phrynophiurida que incluye organismos con los brazos modificados como una red para capturar partículas (estrellas canasta); mientras que los Ophiurida, son organismos que presentan cierta articulación en los brazos que les permite moverse más rápido y con mayor agilidad, y alimentarse de diversas formas (Bambach 1985). Esta estrategia adquirida por el Orden Ophiurida les permitió ser un grupo más exitoso que aquellos otros ofiuroides que no lograron articular los brazos de esa manera (Bambach 1985) (Figura 3).

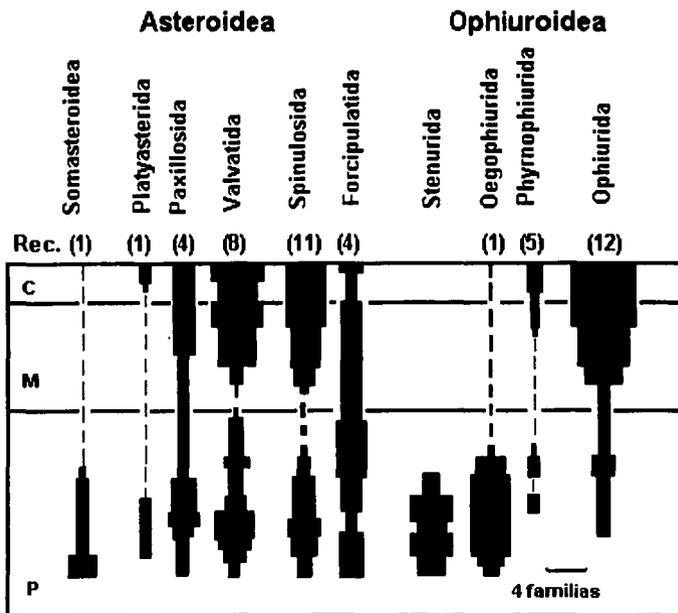


Figura 3. Diversidad de Familias dentro de las Clases Asterozoidea y Ophiurozoidea. P: Paleozoico, M: Mesozoico, C: Cenozoico (Tomado de Bambach 1985).

La mayoría de los ofiuroideos fósiles se encuentran sin gran parte de sus brazos debido a que, al ser éstos habitantes del fondo marino, pueden enterrarse en el sedimento dejando parte de sus brazos expuestos; al morir, el disco queda enterrado con algunas porciones de sus brazos, mientras que las partes distales de éstos se pierden (Tasch 1980).

## REGISTRO FÓSIL DE OFIUROIDEOS EN MÉXICO

### TRABAJOS PREVIOS

Buitrón y Solís-Marín (1993) mencionan que para México sólo se conoce una especie fósil de ofiuroideo, en el Estado de Puebla y de Edad cretácica, la cual pertenece al género *Ophiura*; sin embargo, sus datos sólo son reportados en listados, pues no existe físicamente en ninguna de las colecciones tanto del Instituto de Geología de la UNAM, como del Instituto de Biología de la misma Universidad.

Buitrón *et al.* (1994) dan a conocer el hallazgo de una capa de ofiuroides del género *Ophiura* del Plioceno en el Estado de Baja California Sur.

Quiróz-Barroso y Sour-Tovar (1995) reportan la presencia de un ofiuroideo fósil colectado en la Formación Ixtaltepec, de edad Pensilvánica en el Estado de Oaxaca.

Applegate (1996), Feldmann *et al.* (1998) y Espinosa *et al.* (2000) hacen referencia a la existencia de ofiuroides fósiles cretácicos en la cantera Tlayúa ubicada en el Estado de Puebla.

Estos ejemplares de ofiuroides fósiles mexicanos no han sido objeto de trabajos descriptivos formales, y su existencia había pasado hasta ahora desapercibida o vagamente mencionada.

A pesar de esta aparente escasez de ofiuroides fósiles en México, este grupo está mejor representado en el país, tal como lo indican la serie de trabajos en congresos y referencias personales señaladas en la Tabla 1.

## LISTADO DE OFIUROIDEOS FÓSILES MEXICANOS

EDAD	FORMACIÓN	ESTADO	FAMILIA	DEPOSITADO	REFERENCIA	Nº EJEMPLARES
Plioceno	Almejas	B. C. S.	Fam. Ophiuridae	Comunicación directa: Dra. B.E. Buitrón	Buitrón <i>et al.</i> 1994.	Capa de ofiuroides
Oligoceno	El Cien	B. C. S.	Indeterminada	Colección personal Dr. F. J. Vega Vera	Comunicación directa: Dr. F.J. Vega Vera	2
Eoceno	San Juan	Chiapas	Fam. Ophioleucidae	Museo de Paleontología del Insituto de Historia Natural del Edo. De Chiapas	Comunicación personal	1
Cretácico	Cerro del Pueblo	Coahuila	Indeterminada	Colección personal Dr. F. J. Vega Vera	Comunicación directa: Ing. Belinda Espinosa	1
Cretácico	Aguja	Chihuahua	Fam. Amphiruridae	Museo de paleontología, Fac. Ciencias, UNAM.	Comunicación personal	1
Cretácico	Tlayúa	Puebla	Indeterminada	Instituto de Geología, UNAM.	Applegate 1996, Feldmann <i>et al.</i> 1998, Espinosa <i>et al.</i> 2000.	18
Pensilvánico	Ixtaltepec	Oaxaca	Fam. Ophiurinaidae	Museo de Paleontología, Fac. Ciencias, UNAM.	Quiróz-Barroso y Sour-Tovar 1995	1

Tabla 1. Registro de ofiuroides fósiles encontrados en México. N° total de ejemplares sin contar la capa de ofiuroides de Baja California Sur: 24.

En este trabajo se describen dos ejemplares de ofiuroides fósiles. El primero fue encontrado en el Estado de Chiapas, y representa el primer registro de ofiuroides en el Estado, y el primero de esta Edad para México, además, su excelente estado de conservación permite una descripción detallada de la parte oral; sin embargo, faltarían los datos de la parte aboral para ofrecer en este estudio una designación taxonómica precisa. El segundo ejemplar aquí descrito, fue encontrado en el Estado de Chihuahua y también representa el primer registro mesozoico en dicho Estado; sin embargo, no se cuenta con los datos precisos del nivel estratigráfico y localidad donde fue encontrado, pero si con datos de campo que se mencionan más adelante. Debido a esto, solamente se hace referencia al ejemplar de Chihuahua en el apartado de Paleontología sistemática.

## **OBJETIVOS**

### **OBJETIVO GENERAL**

Contribuir al conocimiento de los ofiuroides fósiles de México, dando a conocer un panorama general de su registro fósil hasta el momento.

### **OBJETIVOS PARTICULARES**

- Describir un ofiuroides fósil perteneciente al Eoceno medio del Estado de Chiapas.
- Describir un segundo ejemplar de ofiuroides de edad Cretácica del Estado de Chihuahua.
- Analizar las implicaciones tafonómicas que afectaron al ofiuroides fósil perteneciente al Estado de Chiapas.
- Dar a conocer un listado de los ofiuroides fósiles mexicanos que han sido reportados hasta el momento.
- Analizar la escasez del registro fósil de ofiuroides.

# **METODOLOGÍA**

## **Ejemplar recolectado en el Estado de Chiapas:**

### Trabajo de campo

Se hicieron recorridos en la zona de trabajo para determinar las características generales y particulares del área donde se obtuvo el material fósil; lo anterior con ayuda de un mapa topográfico escala 1:50000 INEGI.

Se levantaron columnas estratigráficas de la secuencia litológica que aflora en el área, se observó a detalle la capa exacta de donde proviene el ofiuroides fósil y se tomaron muestras de mano y fotografías, tanto de la litología como de la fauna acompañante; se rotularon los restos fósiles obtenidos y las muestras de la roca.

Todo el material se envolvió con papel periódico y se incluyó en bolsas de plástico con sus datos correspondientes antes de ser transportado.

### Trabajo de laboratorio

El ofiuroides fósil se lavó con un cepillo suave y agua, más adelante se le trató con ácido acético a concentración del 3 a 5 % en volumen. Para no dañar el espécimen, se aplicaron solo unas cuantas gotas cada vez y se volvió a lavar con agua y cepillo. La operación se repitió cinco veces. Ya limpio el material, se observó bajo un microscopio estereoscópico para poder analizar sus detalles anatómicos. Se procedió a elaborar los esquemas correspondientes y determinar la presencia de estructuras diagnósticas. Finalmente se tomaron fotografías del ejemplar y se seleccionaron los negativos para elaborar las figuras.

### Sistemática

La identificación de este ejemplar se llevó a cabo basándose principalmente en las descripciones que realiza Matsumoto (1915), clasificación validada por Fell (1962), Matsumoto (1917), Fell (1960), y Moore & Teichert (1966a).

## **Ejemplar recolectado en el Estado de Chihuahua**

### Trabajo de campo

El material fue recolectado por la Dra. Marisol Montellano Ballesteros, investigadora del Instituto de Geología de la UNAM, durante la temporada de campo que realizo en dicho estado en octubre de 2001.

### Trabajo de laboratorio

El ejemplar solamente se limpió con una brocha suave debido al tipo de fosilización que presenta; con excepción de uno de sus brazos, que fue liberado de la roca que contiene al fósil, empleando un lápiz neumático o "air scribe", con salida de 6 a 8 libras por pulgada cuadrada en la pieza de mano.

### Sistemática

Para poder identificar al ofiuroideo aquí estudiado, y asignarlo a algún nivel taxonómico con base en los detalles anatómicos que quedaron conservados en el fósil, se utilizaron principalmente las descripciones de Matsumoto (1915), clasificación validada por Fell (1962), Matsumoto (1917), Fell (1960), Rasmussen (1950), y Moore & Teichert (1966a).

## ANTECEDENTES DEL ÁREA DE ESTUDIO

El ofiúrido fósil del Estado de Chiapas descrito en este trabajo fue recolectado en una región que ha sido motivo de investigaciones geológicas y paleontológicas diversas; a pesar de que en ninguna de ellas se haya reportado la presencia de este tipo de organismos, éstas aportan información valiosa que permite definir la edad, el ambiente en el que el organismo fue depositado, y la fauna asociada.

En 1934 Gardner explora el Estado de Chiapas y descubre la presencia de cuatro especies de gasterópodos de corto alcance estratigráfico que están estrechamente relacionados con el Eoceno medio.

Durham *et al.* (1955) describieron la geología del área de Tuxtla Gutiérrez-Suchiapa-Cerro Colorado; reconocen sedimentos marinos de edades Cretácicas hasta Miocénicas. Estos autores reportan una lista de la fauna encontrada: corales, moluscos, algas coralinas y foraminíferos.

Gutiérrez Gil (1956) estudia la Depresión Central de Chiapas y reporta sedimentos pertenecientes al Eoceno. La Depresión Central el Eoceno está representada por unos 800 m de espesor de lutita de color gris, poco estratificada, en algunos lugares es masiva, aunque en otros se encuentra en capas delgadas que alternan con lechos de caliza de 2 a 15 cm de espesor, de color gris o café, algunas contienen foraminíferos.

Ayala-Castañares (1965) determina la edad de Eoceno medio en la región central de Chiapas, cerca de Tuxtla Gutiérrez, por algunos foraminíferos encontrados y por un género de algas característico de esta edad.

Más tarde, Aguilar Piña (1993) describe la presencia de un género y seis especies de macroforaminíferos bentónicos en los afloramientos del Área del Jobo, Tuxtla Gutiérrez, Chiapas. Con base en los alcances estratigráficos de la fauna, determinó una edad de Eoceno medio y Eoceno medio basal para una parte de los afloramientos estudiados. En el área de estudio reconoce fósiles como gasterópodos, bivalvos, algas calcáreas, equinodermos exocíclicos pequeños, gran abundancia de macroforaminíferos bentónicos, corales, y dientes de peces cartilaginosos; en

algunas facies cercanas a Copoya se pueden observar algunos fragmentos de raíces y de ramas, escasos fragmentos de vértebras y huesos largos no identificados taxonómicamente. Infiere un ambiente de depósito marino somero de plataforma con influencia terrígena.

Ferrusquía-Villafranca y colaboradores (2000) estudiaron la geología del área La Mesa de Copoya, al suroeste de Chiapas, y definen que la Formación San Juan se encuentra descansando sobre la Formación El Bosque, perteneciente al Eoceno Temprano. Además, estos autores dan a conocer una lista de las especies encontradas y registradas por investigadores anteriores.

Finalmente Avendaño-Gil (2002) describe la presencia de dos especies índice de gasterópodos del Eoceno medio, pertenecientes a la Formación San Juan, en el Estado de Chiapas. En estos sedimentos el registro fósil permite definir un ambiente de depósito de zona costera abierta intermareal, con aportes importantes de material continental y periodos de alta y baja energía. En el área de estudio son reconocidos fósiles como corales solitarios, braquiópodos, equinodermos, crustáceos, anélidos, foraminíferos, gasterópodos y dientes de tiburón.

## **LOCALIZACIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO**

El estado de Chiapas está situado en el suroeste de México, colinda hacia el oeste con los estados de Oaxaca y Veracruz, al norte con el Estado de Tabasco, al oriente y sureste con Guatemala, y está limitado al suroeste por el Océano Pacífico (figura 4). El área de estudio se encuentra dentro de la zona denominada "Depresión Central" (figura 5), la cual corre paralelamente a la Sierra Madre, se ensancha 30 km aproximadamente al SE y casi 60 km al NW, desciende de más de 600 m de altitud a menos de 400 m sobre el nivel del mar.

La localidad "El Jobo", sitio donde fue colectado el ofiúrido fósil aquí descrito, se encuentra dentro de la "Depresión Central" chiapaneca; esta Localidad se

encuentra en las inmediaciones de la colonia rural que lleva el mismo nombre y que pertenece a Tuxtla Gutierrez, capital del Estado. Para llegar al sitio, se toma la carretera que va de Tuxtla Gutierrez a Villa Flores, a 5 km de Tuxtla encontramos la colonia de "El Jobo", dentro de cuyo perímetro se localizan los afloramientos estudiados (Figura 4).

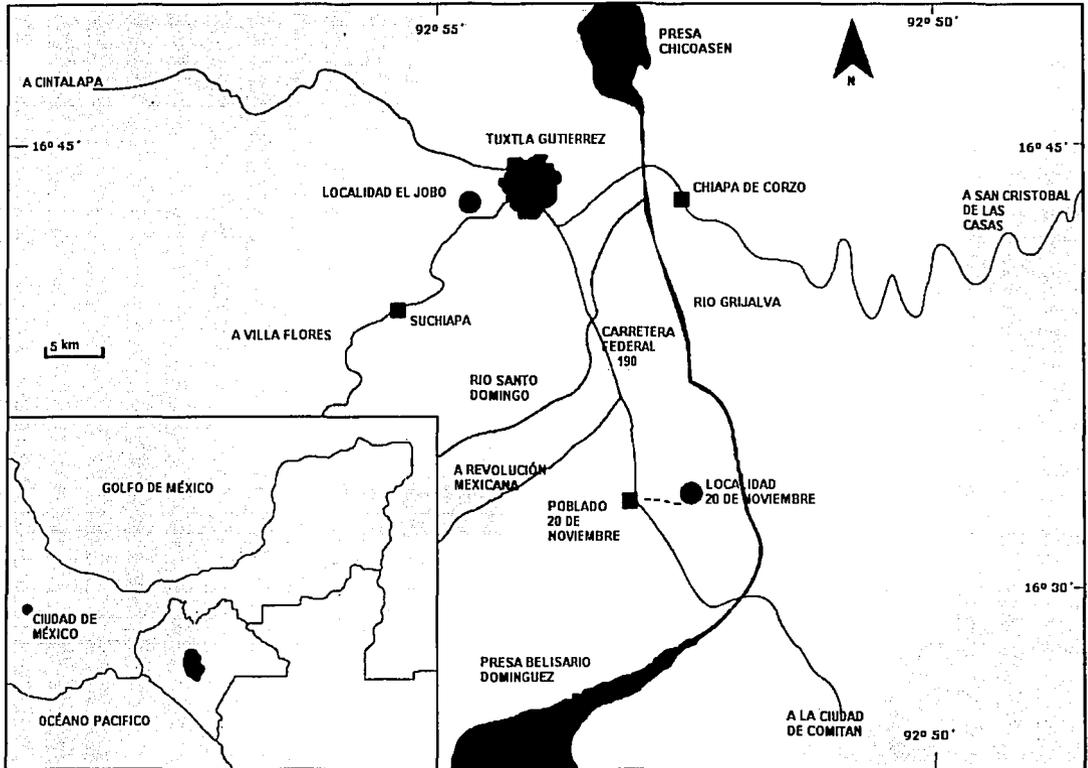


Figura 4. Localización geográfica de la Localidad "El Jobo" (Tomado de Avendaño-Gil 2002).

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

# MARCO GEOLÓGICO

## GENERALIDADES

La superficie del estado de Chiapas tiene aproximadamente 70, 254 Km<sup>2</sup>, con una altura máxima sobre el nivel del mar de más de 4000 m, como consecuencia su perfil orográfico presenta llanuras, sierras y altiplanicies (Aguilar Piña 1993). Este relieve genera una variedad importante de climas y una gran biodiversidad; su geología es compleja e incluye una gran cantidad de localidades fosilíferas de edades paleozoicas hasta pleistocénicas. De acuerdo a su estructura geomorfológica, esta región se divide en zonas (Figura 5).

Chiapas, como prolongación de Centroamérica, se encuentra situado entre dos llanuras costeras, la "Planicie costera del Golfo" y la "Planicie costera del Pacífico". Su porción sur es atravesada por la "Depresión Central" con 60 km de ancho, dispuesta del SE al NW y por donde corre el cauce de los ríos Grijalva y La Venta. Esta depresión divide la orografía de Chiapas en dos cordilleras gemelas que corren paralelas a su eje; al oeste la "Sierra Madre de Chiapas", la cual es una secuencia montañosa que presenta picos de más de 3,000 msnm. Al este de la "Depresión Central" se encuentra la "Altiplanicie de Chiapas" que es un macizo escalonado que ocupa toda la región del centro del Estado de Chiapas (Helbig 1976) (Figura 5).

La localidad fosilífera de "El Jobo" se encuentra dentro de la zona denominada "Depresión Central" (Figura 5), la cual representa un mosaico de erosión muy mezclado. La formación en escalones que muestra esta región se debe en parte a movimientos epirogenéticos verticales y en parte a la erosión fluvial, eventos que determinan en gran extensión el rostro morfológico del paisaje de esta región del Estado de Chiapas. Frecuentemente encontramos formaciones de areniscas, conglomerados y calizas en la superficie, también numerosos sumideros y superficies cársticas (Helbig 1976).

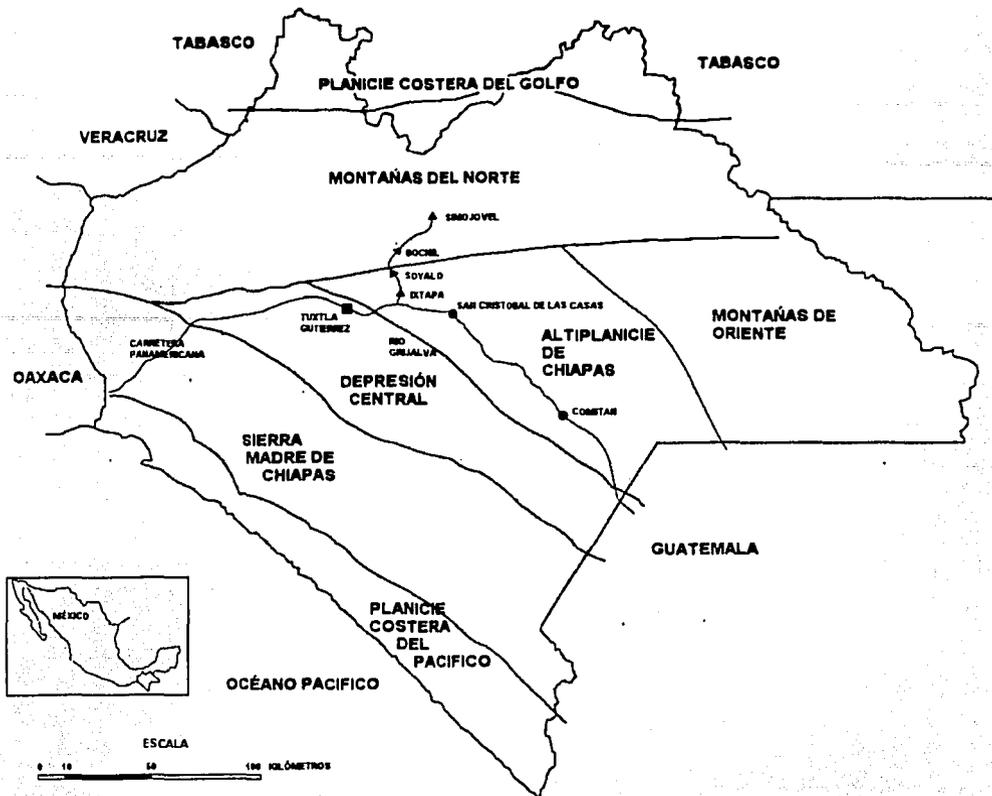


Figura 5. División en zonas del Estado de Chiapas de acuerdo a su estructura geomorfológica. (Tomado de Avendaño-Gil 2002).

Dentro de la "Depresión Central" afloran formaciones Jurásicas, Cretácicas y Cenozoicas. El basamento está constituido por la Formación San Ricardo de edad Jurásico Superior y Cretácico Inferior; la Formación Sierra-Madre de edad Cretácico Inferior y Medio le sobreyace, arriba de ésta se encuentra la Formación Ocozocuautila de edad Cretácico Superior, y finalmente, en la superficie de la zona de estudio aflora la Formación San Juan, de edad Eoceno Medio (Figura 6).

La parte media de la formación San Ricardo está compuesta por sedimentos rojos depositados en un ambiente fluvial, y en la parte alta se encuentra un conglomerado fino con clastos de cuarzo, que indican un ambiente de depósito marino transicional (Michaud 1987) (Figura 6).

TIENE CON  
FALLA DE ORIGEN

La Formación Sierra Madre está representada en su base por una secuencia de caliza masiva, bien consolidada, parcialmente dolomitizada, de color gris oliváceo claro y que puede intemperizar a anaranjado amarillento oscuro, gris claro medio, o a pardo claro. En la parte superior, se encuentra una secuencia de caliza gris claro con abundantes fósiles de invertebrados marinos. Esta Formación contiene sedimentos depositados en una plataforma somera en condiciones de baja energía, sin flujo de material terrígeno (Ferrusquía-Villafranca 1996) (Figura 6).

La Formación Ocozocuautila está formada por arenisca prodeltáica de color rojo y café, y conglomerado en la base. Hacia la parte superior de la Formación, encontramos caliza masiva de color gris, la cual contiene una gran variedad de invertebrados fósiles, tales como rudistas, corales, equinodermos, briozoarios, braquiópodos, entre otros. Los cambios litológicos laterales dentro de la Formación indican cambios en la profundidad: desde un ambiente somero, restringido, pasando por condiciones lagunares, hasta mar profundo (Vega *et al.* 2001) (Figura 6).

La Formación San Juan se encuentra por encima de la Formación Ocozocuautila en un contacto discordante; se divide en tres miembros: a) Miembro Inferior, con limolita verdosa y gris verdosa, intercalada por arenisca amarillenta a gris; b) Miembro Medio, con arenisca y pizarra de color pardo, interestratificadas por conglomerado de gránulos o guijarros de cuarzo blanco, asociado a una arenisca fosilífera; y c) Miembro Superior, formado por arenisca, limolita y pizarra, rítmicamente interestratificadas (Ferrusquía-Villafranca *et al.* 2000) (Figura 7).

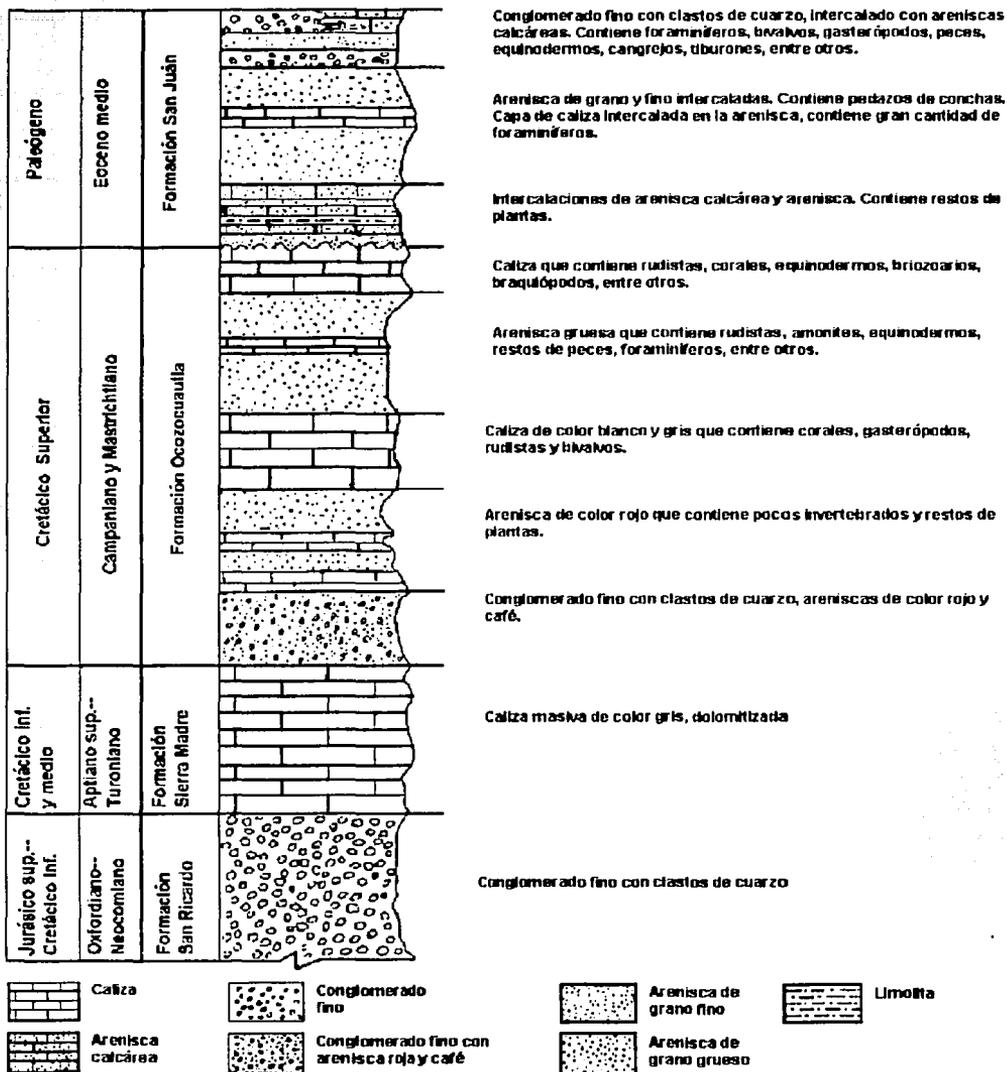


Figura 6. Columna estratigráfica generalizada donde se representan las Formaciones que afloran en la Región y en las inmediaciones de la Mesa de Copoya.

## ESTRATIGRAFÍA LOCAL DEL ÁREA DE ESTUDIO

La secuencia litológica del área de estudio (Figura 7), es parte de la Formación San Juan, la cual está formada, en la base, por arenisca calcárea de estratificación delgada (de 5 a 7 cm) con restos de plantas mal conservados, intercalada con arenisca y limo. Más arriba se encuentran capas de arena fina portadora de foraminíferos que por encontrarse alineados, permiten reconocer que fueron transportados a un ambiente cercano a la playa. Encontramos también una capa de caliza con una gran abundancia de foraminíferos, tanto así, que la roca podría ser descrita como coquina. Más arriba se observan intercalaciones de arena fina y gruesa. La parte más alta de la secuencia local está constituida por arenisca calcárea de grano fino, con cementante de carbonato de calcio y estratificación cruzada de bajo ángulo; presenta intrusiones de conglomerado fino, el cual está formado por clastos bien redondeados y clasificados de cuarzo lechoso, y metapedernal gris; estos clastos están dispuestos en una matriz biomicrítica clara que no los separa entre sí, con gran cantidad de restos fósiles; dicho conglomerado es de color amarillo anaranjado pálido o claro, que intemperiza a un color pardo claro (Ferrusquía-Villafranca 1996) (Figura 7).

En esta última parte de la Formación San Juan encontramos foraminíferos, corales, gasterópodos, cangrejos, equinodermos, peces, dientes de tiburones y mantarrayas, entre otros. La columna local, tiene un espesor promedio de 40 m.

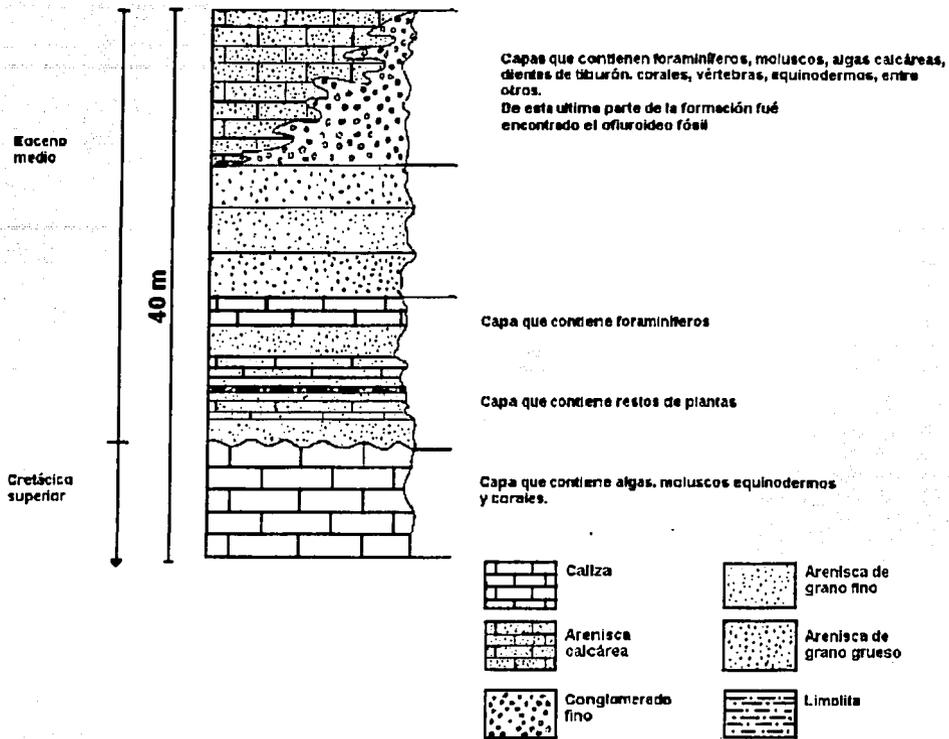


Figura 7. Columna estratigráfica local de la Formación San Juan.

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

# PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA

**PHYLUM ECHINODERMATA DE BRUGIERE, 1870**

**SUBPHYLUM ASTEROZOA ZITTEL, 1895**

**CLASE STELLEROIDEA LAMARCK, 1816**

**SUBCLASE OPHIUROIDEA GRAY, 1840**

**ORDEN OPHIURIDA MULLER & TROSCHER, 1840**

**SUBORDEN CHILOPHIURINA MATSUMOTO, 1915**

**FAMILIA OPHIOLEUCIDAE MATSUMOTO, 1915**

Figuras 8 y 9.

## **DIAGNOSIS** (Validado por **Fell, 1962**).

Disco aplanado, cubierto por escamas muy gruesas con gránulos superficiales. Placas radiales desnudas o cubiertas por gránulos; en la parte interna de la placa gránulos muy largos y unidos en pares. Placas radiales y genitales articuladas entre sí por dos cóndilos y una fosa. Hendiduras bursátiles largas, van desde la placa oral hasta el límite del disco, algunas veces hasta el lado dorsal del mismo. Placas orales y adorales de tamaño moderado a largo. Series continuas de papilas orales a lo largo del margen de las mandíbulas. Sin papilas dentales. Dientes ordenados en una serie vertical. Placas peristomales usualmente dobles o triples, de longitud moderada a larga. Placas y escamas genitales del mismo lado del radio; se articulan entre sí cerca de la terminal exterior; ambas muy largas y estrechas. Brazos muy largos y delgados, insertados ventralmente al disco y fusionados débilmente a éste. Placas de los brazos muy desarrolladas; algunas veces las placas dorsales y ventrales rudimentarias. Dos o más espinas en los brazos, cortas, cónicas, comprimidas, y situadas en el mismo plano que el brazo. Una o más escamas tentaculares por cada poro, el cual puede ser muy largo.

## **DESCRIPCIÓN**

Disco aplanado, pentagonal (Figura 8 (3)); abarca las dos primeras vértebras de cada brazo. Madreporita marginal en el interambulacro CD (Figura 8 (3)). Placas radiales con el borde exterior cóncavo superficialmente (Figura 8 (5)). Placas genitales robustas y largas (Figura 8 (2)). Hendiduras bursátiles largas, van desde la placa oral hasta el límite del disco (Figura 8 (4)). Placas orales de tamaño moderado. Marco de la boca petaloideo (Figura 8 (4)). Dientes presentes en el margen de las mandíbulas (Figura 8 (4)). Placas peristomales subtriangulares y de longitud moderada. Cinco brazos delgados, largos, cuya parte distal es aguda; se encuentran insertados ventralmente por debajo del disco y fusionados a éste débilmente (Figura 8 (1)). Placas de los brazos bien desarrolladas; vértebras opuestas y unidas en pares, presentan longitudinalmente un surco medio; éstas son más anchas que largas, con concavidades en todo el perímetro (Figura 8 (6)). Placas internas y externas de los brazos no siempre se observan; una placa interna por cada vértebra y dos placas externas por cada placa interna; placa interna larga y convexa hacia la vértebra, placa externa elongada (Figura 8 (5)).

## **MEDIDAS**

Diámetro del disco: 6.5 mm. Longitud brazo D: 12 mm. Ancho del brazo D en la base: 2 mm.

## **DISCUSIÓN**

Algunos caracteres diagnósticos de la Familia no se observan, como la forma de las espinas, o la presencia de papilas orales; esta falta de caracteres diagnósticos se debe al grado y tipo de conservación del fósil, así como a la parte del disco que fue conservada, en este caso, la oral; por lo tanto, no podemos descartar que el organismo en vida los presentara; sin embargo, presenta otros caracteres fundamentales para incluir al ejemplar dentro de ésta Familia, como es la ornamentación del disco, el cual presenta escamas, la forma de los brazos, y la manera en que se encuentran insertados en el disco, las hendiduras bursátiles largas

### **OBSERVACIONES**

El tipo de fosilización que presenta el ejemplar, es permineralización, preservado en su cara oral. Su conservación es excepcional, sin embargo, no presenta ciertos caracteres diagnósticos necesarios para poder proponer una designación taxonómica más precisa. Dicho ejemplar es único para su edad dentro del territorio Nacional, es el único ejemplar encontrado en el Estado de Chiapas, y no existen otros registros parecidos en México, Sudamérica o Norteamérica.

### **LOCALIDAD**

Ejemplar N° 2166 depositado en la Colección Paleontológica del Instituto de Historia Natural del Estado de Chiapas. Proviene de la Localidad "El Jobo", del Miembro Superior de la Formación San Juan ubicada en el Estado de Chiapas, de edad Eoceno Medio.

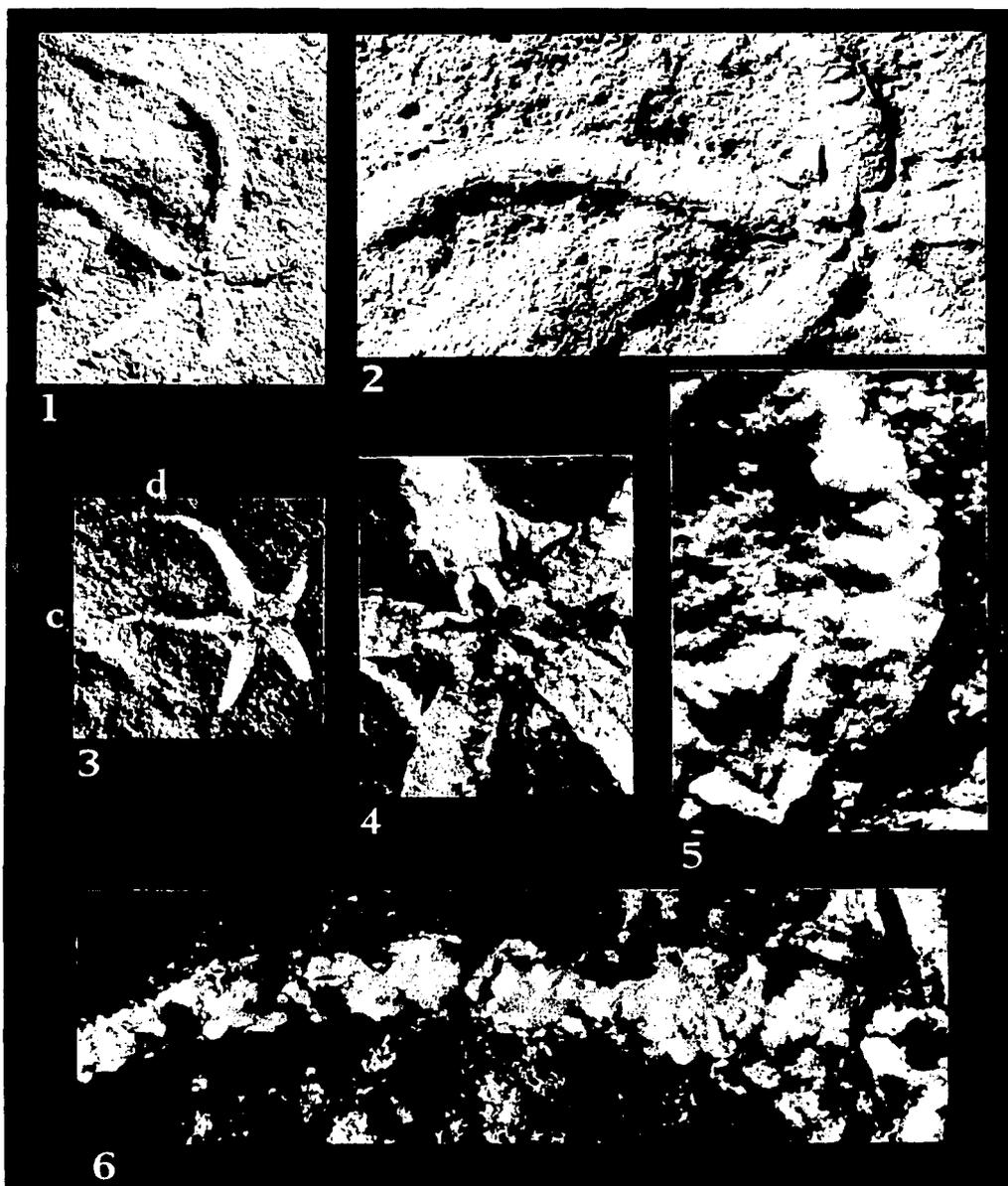


Figura 8 Fotografías a diferentes aumentos y diferentes vistas del ofiuroido ofioléucido. 1, Vista oral (X3.0) donde se observa la disposición y forma de los brazos. 2, Vista oral (X6.0) se observa la forma en que los brazos se insertan a l disco. 3, Vista oral (X2.5) donde se muestran los brazos c y d y la ubicación de la madreporita en dicho interambulacro. 4, Vista oral (X8.0) donde se observa la forma del disco, el marco de la boca y la presencia de dientes. 5, Detalle del brazo e (X14.5) donde podemos observar las hendiduras bursátiles; destacan las placas internas y externas de los brazos. 6, Detalle del brazo d (X14.5) donde se observan las vértebras y la presencia de un surco medio.

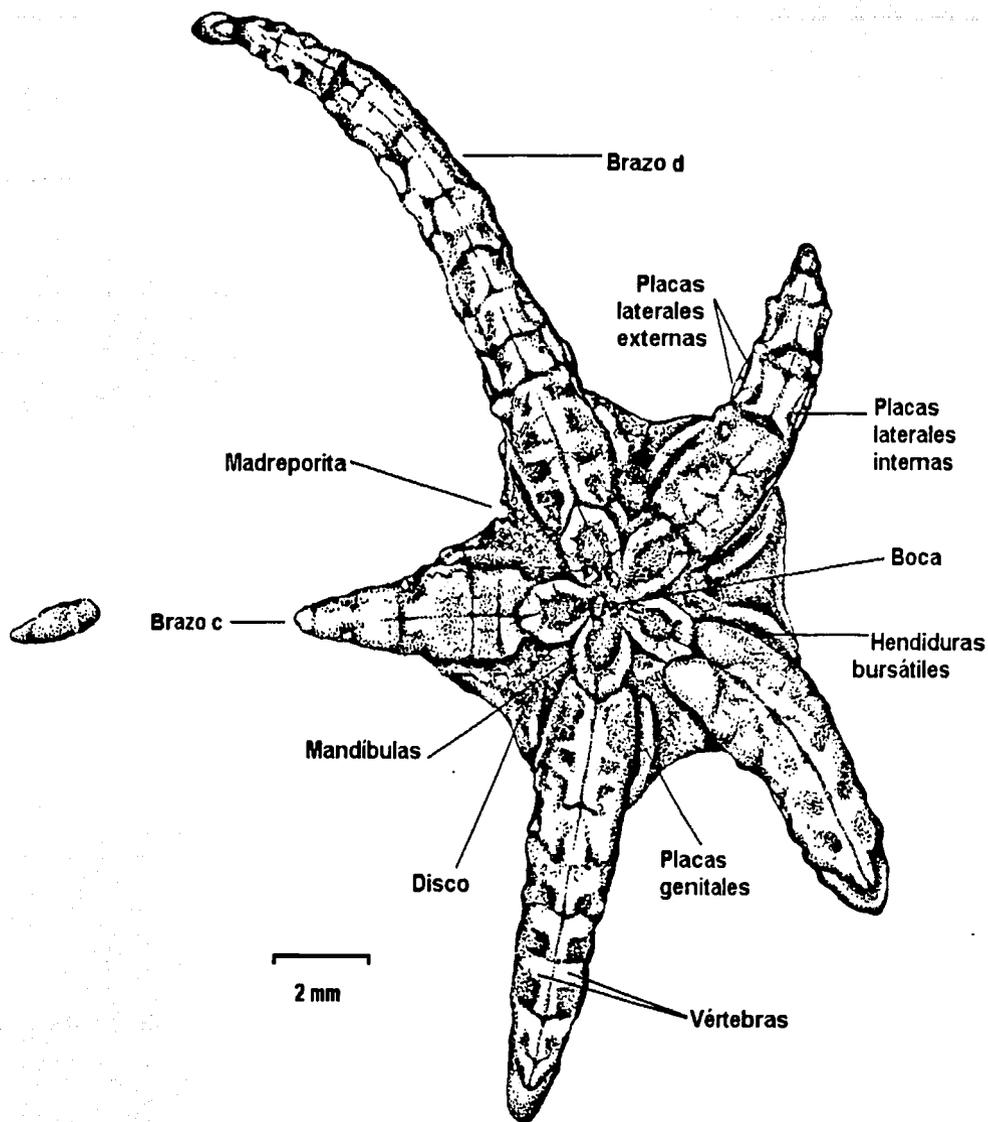


Figura 9. Ilustración del ejemplar ofioléucido N° 2166 depositado en la Colección Paleontológica del Instituto de Historia Natural del Estado de Chiapas, donde se señala los caracteres diagnósticos.

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

**SUBORDEN GNATHOPHIURINA MATSUMOTO, 1915**

**FAMILIA AMPHIURIDAE LJUNGMAN, 1867**

Figuras 10 y 11

**DIAGNOSIS** (Validado por Fell, 1962).

Disco cubierto por finas escamas superpuestas; raramente epidermis desnuda, con o sin espinas. Escudos radiales bien desarrollados, con cuenca articular conspicua en la superficie ventral cercana a los límites exteriores del mismo, en contacto con las placas genitales por un cóndilo articular. Placas genitales firmemente unidas a la vértebra basal. Escamas genitales cortas, anchas y aplanadas, articuladas con las placas genitales cerca del límite exterior. Un par de escamas cortas y aplanadas en el exterior de cada placa oral, soportando el límite abradial proximal de las hendiduras bursátiles. Placas peristomales pequeñas, usualmente enteras. Marco de la boca robusto, con alas laterales bien desarrolladas para la unión de músculos masticadores voluminosos. Placas orales y dentales robustas en la parte interna, presentan una forma de X. Una o seis papilas orales en cada lado, las más internas regularmente infradentales. Dientes robustos, amplios, con terminales onduladas o recortadas, sin papilas dentales. Brazos insertados ventralmente al disco, flexibles horizontalmente, pocas veces con movimientos verticales. Lado dorsal de las vértebras entero, no recortado. Espinas de los brazos numerosas, moderadamente largas, cónicas, robustas. Una o dos escamas tentaculares, muchas veces ausentes.

**DESCRIPCIÓN**

Disco pentagonal; abarca las cinco primeras vértebras de cada brazo (Figura 10 (1)). Escudos radiales bien desarrollados (Figura 10 (1)). Placas genitales muy largas y delgadas (Figura 10 (2)). Hendiduras bursátiles amplias, abarcan desde el marco de la boca hasta el margen del disco, convexas hacia la placa radial (Figura 10 (1)). Placas peristomales de longitud moderada, enteras (Figura 10 (2)). Marco de la boca petaloideo, entero y con alas laterales bien desarrolladas (Figura 10 (2)). Cinco brazos delgados, largos, más anchos cerca de la base y agudos en la parte distal; se encuentran insertados ventralmente por debajo del disco (Figura 10 (3)). Vértebras

opuestas, unidas en pares, presentan longitudinalmente un surco medio (Figura 10 (2)). Placas laterales de los brazos arqueadas a lo largo del eje de éste, parte interna en forma de flecha que se proyecta en la porción distal (Figura 10 (2)). Espinas de los brazos numerosas, moderadamente largas, dos por cada lado de las vértebras (Figura 10 (2)).

### **MEDIDAS**

Diámetro del disco: 6mm. Longitud del brazo: 22 mm. Ancho del brazo en la base: 1mm. Longitud de las espinas: 0.5 mm.

### **DISCUSIÓN**

La ornamentación del disco, la presencia de papilas infradentales y la cara dorsal de las vértebras, son caracteres diagnósticos de la Familia que no es posible observarlos debido al tipo de fosilización que presenta el ejemplar, al grado de conservación del mismo, y al lado del disco que fue conservado; sin embargo, pueden observarse otros caracteres fundamentales para incluirlo dentro de dicha Familia, tales como la manera en que se encuentran insertados los brazos a el disco, y el número y forma de las espinas.

### **OBSERVACIONES**

El tipo de fosilización que presenta el ejemplar N° 02/159 depositado en la Colección Paleontológica del Museo de Paleontología de la Facultad de Ciencias de la UNAM, es compresión carbonosa, preservado en su cara oral y con un grado de conservación muy bueno, sin embargo, debido a que en el ejemplar no se observan ciertos caracteres diagnósticos, no es posible proponer una designación taxonómica más precisa.

### **NOTAS**

El ejemplar se encontró en la región NE del Estado de Chihuahua, muy cerca del límite estatal con Coahuila, dentro del Municipio Manuel Benavides (29° 06' N, 103° 54' W). No se puede establecer la procedencia estratigráfica exacta, sin embargo el

material proviene de ésta región. En la parte SE de la Cuenca de Ojinaga, dentro del Municipio Manuel Benavides aflora la Formación Aguja en su parte marina; es una secuencia litoestratigráfica que está constituida de arenisca intercalada con arcilla, a las cuales se les asigna una edad Campaniana (Cabrera *et al.* 1982). El material que conserva los restos del ofiuroides es una arenisca de grano muy fino, color verde que intemperiza a café claro y que coincide con la descripción litológica que se hace de una parte del miembro marino de dicha formación. Las demás formaciones geológicas que afloran en el área donde fue recolectado el ejemplar, no son marinas o son muy recientes y de origen volcánico. Por último cabe señalar que el material no puede haber sido transportado, puesto que simplemente la fragilidad de los restos no resistirían ni siquiera un transporte moderado ni el intemperismo característico de la zona de procedencia.

#### **LOCALIDAD**

Municipio de Manuel Benavides, Chihuahua, cerca del límite estatal con el estado de Coahuila. Miembro marino de la Formación Aguja de edad Campaniana.

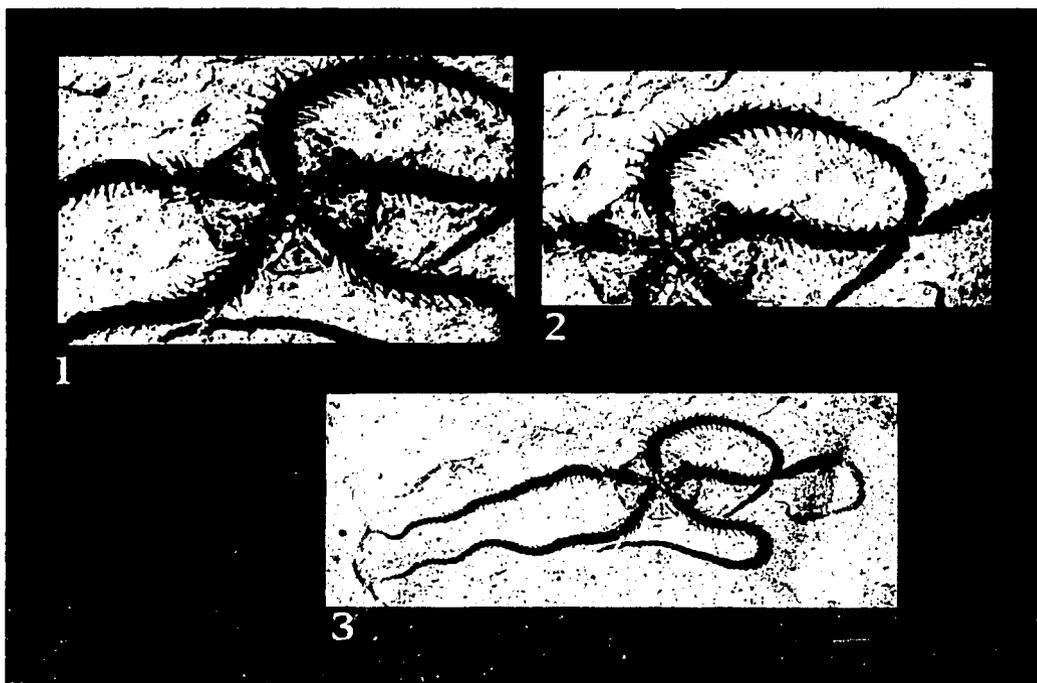


Figura 10. Fotografías a diferentes aumentos del ejemplar amfiuroideo, N° 02/159 depositado en la Colección Paleontológica del Museo de Paleontología de la Facultad de Ciencias de la UNAM. 1, Vista oral (X5.0), detalle del disco. 2, Vista oral (X5.0), detalle de uno de los brazos. 3, Vista oral (X2.5), mostrando la disposición de los brazos y espinas, también la forma del disco.

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

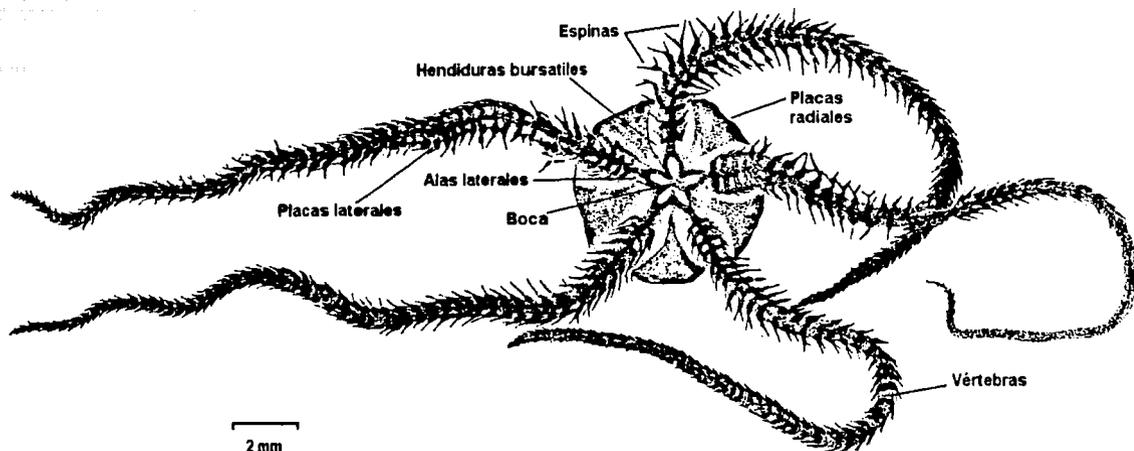


Figura 11. Ilustración del ejemplar perteneciente a la Fam. Amphiridae, señalando los caracteres diagnósticos.

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

## PALEOAMBIENTE

En esta sección se discute el paleoambiente inferido a partir del estudio del ofiuroides ofioléucido procedente del Estado de Chiapas.

El conglomerado que penetra en la arenisca calcárea de la Formación San Juan (Figura 7), constituye un tipo lítico poco frecuente, que implica condiciones de origen muy particulares. La presencia de micrita con abundantes foraminíferos bentónicos, y de biomicrita como matriz cementante, indica condiciones marinas, someras bien oxigenadas y tranquilas, cuya energía sería insuficiente para clasificar de manera selectiva y redondear clastos de un mineral tan duro como el cuarzo; sin embargo, los clastos indican condiciones de alta energía, ya que se encuentran redondeados, pulidos y bien clasificados. La coexistencia de ambos elementos indica que ocurrió una secuencia de eventos; en primer lugar, los clastos representan remanentes de filarenitas ricas en cuarzo, que estuvieron sujetas a una repetida acción del oleaje que eliminó a la fracción fina de los sedimentos; en segundo lugar, estos clastos redondeados fueron cubiertos por lodos calcáreos o transportados a algún sitio donde se depositaba lodo calcáreo, en donde el conjunto fue enriquecido con clastos de cuarzo ya retrabajado (Ferrusquía-Villafranca 1996). Este conglomerado se encuentra interdigitado por arenisca calcárea de grano fino (Figura 7), roca en donde se encuentra el ofiuroides fósil, la cual presenta color anaranjado amarillento pálido, que cuando intertemperiza se torna a un color pardo amarillento pálido, y el cementante está compuesto por carbonato de calcio. Estas areniscas son típicas de ambientes marinos someros de alta energía. Presenta estratificación cruzada de bajo ángulo; lo que demuestra que se trata de un ambiente transicional de playa, con una actividad del oleaje de moderada a alta (Ferrusquía-Villafranca 1996).

El ofiuroides estudiado está asociado a una diversidad de restos fósiles tales como foraminíferos, corales, gasterópodos, crustáceos decápodos, equinodermos, peces, tiburones, mantarrazas, reptiles, sirénidos, entre otros (Butterlin 1981,

Ferrusquía-Villafranca 1996), conjunto faunístico que representa un ambiente litoral de alta energía y donde la mayoría de estos restos fósiles han sido transportados.

Debido a la combinación de organismos pelágicos y bentónicos, y a que muchas de las conchas están rotas o desarticuladas, se interpreta que la asociación fósil es alóctona. Otro elemento a considerar es que la mayoría de los organismos se encuentran alineados y distribuidos por tamaños, lo cual nos indica que éstos fueron transportados.

Con base en el análisis paleontológico de la asociación faunística, representada en la zona de colecta de nuestro ejemplar, y en las consideraciones geológicas arriba citadas; en este trabajo se considera que el ambiente de depósito fue una zona costera abierta intermareal, presentando periodos de alta y baja energía.

## CONSIDERACIONES TAFONÓMICAS

La tafonomía, rama de la paleontología, se encarga de estudiar los procesos y circunstancias de un organismo desde su muerte hasta que es descubierto como fósil. Como parte de su metodología de investigación, la tafonomía aplica los principios del actualismo y uniformitarismo de manera que podamos comprender el pasado e interpretar las asociaciones fósiles (García *et al.* 1997). Para reconstruir una comunidad fósil y poder realizar un estudio tafonómico completo, es necesario contar con más de un ejemplar de la misma localidad; debido a que en este trabajo solo se cuenta con un ejemplar de la localidad "El Jobo" ubicada en el Estado de Chiapas, sólo se mencionan ciertas consideraciones para tratar de explicar el porqué dicho organismo presenta una conservación excepcional.

### Constitución del endoesqueleto

El endoesqueleto de los ofiuroides está constituido por numerosas placas individuales calcificadas y porosas, formadas principalmente por carbonatos, y en menor cantidad por fosfatos y sílice; cada placa se encuentra suturada a la siguiente por material orgánico, ligamentos formados por fibras de colágeno, los cuales se encuentran distribuidos entre los poros de las placas del esqueleto (Boardman *et al.* 1987) (Tabla 2). La velocidad de descomposición o degradación del material orgánico después de que estos organismos mueren, es el factor determinante para el grado de desarticulación y modo de conservación que presente el fósil (Donovan 1991), ya que la proporción entre material orgánico e inorgánico es crucial para su preservación. Este grupo de organismos presenta mayor cantidad de material inorgánico que de material orgánico (Tabla 2), una proporción alta inorgánica-orgánica evita que las articulaciones se desintegren rápidamente, debido a esto, el ejemplar pudo conservar su esqueleto casi completo.

## **Tipo de fosilización**

Los mejores especímenes de ofiuroides fósiles se encuentran principalmente como moldes externos, formados por la disolución de la calcita que compone el esqueleto (Moore & Teichert 1966b); este tipo de fosilización está presente en ofiuroides conservados en las calizas litográficas de Solnhofen en Alemania pertenecientes al Jurásico tardío (Bottjer *et al.* 2002); en las Calizas Cottonwood de Oklahoma y en las lutitas de Spiser, ambas del Cretácico (Tasch 1980); en la Formación Caliza Santa Margarita, California, de edad Mioceno Tardío (Tasch 1980). El tipo de fosilización (permineralización) que presenta el ofiuroides ofioléucido no es el ideal para que el fósil se conserve en buenas condiciones, ya que cuando el grado de permineralización es muy alto, los cristales formados tienden a destruir la superficie y los caracteres estructurales, alterando al ejemplar sin permitir su identificación (Tasch 1980). Sin embargo, la cantidad depositada de minerales en el ejemplar aquí estudiado, no fue suficiente para alterar profundamente al organismo. Esto favoreció la preservación del endoesqueleto completo conservando estructuras muy delicadas del disco y de los brazos, ya que éstos se encuentran casi completos y aunque gran parte se pierde por disolución (agente de destrucción química que puede actuar en cualquier momento a partir de la muerte del animal), es posible seguir su contorno y la forma de las vértebras.

Taxa	Inorgánicos				Orgánicos			
	CARBONATOS	FOSFATOS	SILICE	ÓXIDOS DE HIERRO	QUITINA	CELULOSA	COLAGENA	QUERATINA
Procariontes	X	x		x		x		
Algas	X		x		x	X		
Plantas superiores	x		x	x		X		
Protozoarios	X		X	X	x	x		
Hongos	x		x	x	X	X		
Eponjas	X		X	x				X
Cnidarios	X				x			x
Briozoarios	X	x			X			x
Braquiopodos	X	X			X			x
Moluscos	X	x	x	x	x			x
Anélidos	X	X		x	x			X
Artrópodos	X	X	x	x	X			x
Equinodermos	X	x	x					X
Cordados	x	X		x		x	X	X

Tabla 2. Distribución de los materiales más importantes que componen a varios grupos Taxonómicos, incluyendo los equinodermos (Tomado de Boardman *et al.* 1987).

### Ambiente sedimentario

Los ofiuroides fósiles son muy abundantes en rocas que representan ambientes alejados de la línea de costa, en mares someros o en arrecifes. Es poco frecuente encontrarlos como fósiles en rocas que representan ambientes costeros y en zonas de mareas (Boardman *et al.* 1987). El ofiuroides fósil aquí estudiado fue encontrado en rocas que representan un ambiente costero intermareal (arenisca calcárea) no favorable para su conservación, ya que en este tipo de ambientes está presente la acción del oleaje, la abrasión del sedimento y la presencia de otros esqueletos arrastrados (agentes de destrucción mecánica). Meyer (1971) calculó el tiempo promedio de desarticulación de los ofiuroides después de la muerte, en condiciones naturales y señaló que éste, es de 3 a 5 días; por lo tanto, en tales ambientes sería normal encontrar desarticulados a los ejemplares. Sin embargo, el

tamaño del sedimento es un factor determinante para la preservación de organismos fósiles de cuerpo blando o delicado. Generalmente los ofiuroides fósiles con un excelente grado de preservación y completos, se encuentran en lutitas y calizas ya que están formadas por sedimentos muy finos, como ocurre en los organismos encontrados en la Formación "Imo" del Misisípico en Arkansas (Clarkson 1986); en la Localidad "La Voulte-sur-Rhône", del Jurásico medio en Francia (Bottjer *et al.* 2002); en la "Lutita Posidonia" del Jurásico en Alemania (Bottjer *et al.* 2002); o en las Calizas Cottonwood de Oklahoma y en las lutitas Spiser pertenecientes al Cretácico (Tasch 1980). El ejemplar del estado de Chiapas fue encontrado en una arenisca calcárea de grano fino, factor determinante para que dicho ejemplar se conservara casi completo, a pesar del ambiente que representa dicha roca.

### **Tamaño del organismo**

Otro factor que pudo haber favorecido la conservación excepcional del espécimen, es el tamaño del mismo. La preservación natural de cualquier organismo va a depender de la interacción de diversos factores: a) intrínsecos, relacionados al organismo, y b) extrínsecos, relacionados al ambiente sedimentario y su historia geológica (Goldring 1999); dentro de los factores relacionados con el organismo podemos encontrar su anatomía, composición de su esqueleto, estructura, biología, hábitat, y tamaño del mismo. Galileo Galilei (Timoshenko 1983) demostró que la resistencia de los materiales es inversamente proporcional a su tamaño; es decir, que si se van incrementando las dimensiones a estructuras geoméricamente similares, éstas se irán haciendo cada vez más débiles. Él comenta que si el tamaño de un cuerpo es disminuido, la resistencia de ese cuerpo no es disminuida en la misma proporción, realmente el cuerpo más pequeño aumenta su resistencia. En general, las dimensiones de los ofiuroides son pequeñas (Lawrence 1987), factor fundamental en la conservación como fósiles de estos organismos.

## Velocidad de enterramiento

Seguramente, el ofiuroido de Chiapas estaba vivo durante el transporte, lo que pudo hacer que se dejara llevar por las corrientes y la marea, enrollando sus brazos para que éstos no fueran desprendidos (Barnes y Ruppert 1996). El transporte fue a corta distancia y moderado, ya que la estratificación cruzada que presenta la roca es de bajo ángulo. Una capa de sedimento dejó sepultado al organismo, en un evento que ocurrió rápidamente y por lo tanto existen más probabilidades de conservación (Lewis 1980). Cuando los ofiuroides son enterrados por el sedimento estando vivos, al ser encontrados como fósiles pueden mostrar alguna evidencia de que trataron de salir de la capa de sedimento que los sepultó (Lewis 1980). Goldring y Stephenson (1972) describen especímenes del ofiuroido Jurásico *Palaeocoma*, el cual fue encontrado con la superficie oral hacia arriba y los brazos encima de ésta; ellos argumentan que dichos organismos fueron sepultados vivos y esta fue la causa de muerte. El ejemplar fósil perteneciente al Estado de Chiapas fue encontrado con la cara oral hacia arriba, lo que seguramente indica que un enterramiento rápido terminó con su vida y esto provocó que el ejemplar se conservara completo, evitando la degradación y desarticulación. A su vez, la posición indica que trató de salir hacia la superficie.

En los principales depósitos fósiles de conservación excepcional o Lagerstätten, factores determinantes como los antes mencionados, estuvieron presentes para lograr que los fósiles se preservaran con un excelente grado de conservación:

- Los organismos preservados en las biotas cosmopolitas Ediacarenses del Precámbrico tardío se encuentran preservados en areniscas y limolitas (Bottjer *et al.* 2002).
- Los organismos representantes de la fauna tipo Burgess Shale del Cámbrico temprano y medio, fueron conservados en ambientes representantes de plataforma abierta, donde quedaron atrapados y enterrados por la precipitación de sedimentos finos (Bottjer *et al.* 2002).

- La fauna marina representada en la Localidad Mazon Creek del Carbonífero tardío de Illinois, fue conservada en lodolitas, formadas en sistemas con depositación torrencial a rápida (Bottjer *et al.* 2002).
- La arenisca Voltzia (Grès à Voltzia) del Noreste de Francia, perteneciente al Triásico, contiene gran número de invertebrados depositados en un ambiente de delta (presentando una rápida depositación) que llega a un ambiente marino (Bottjer *et al.* 2002).
- Las calizas litográficas (sedimentos de grano fino) de Solnhofen del Jurásico tardío de Alemania contienen gran cantidad de fósiles de organismos de cuerpo blando. Éstas se formaron en ambientes marinos con un rápido enterramiento (Allison & Briggs 1991).
- La Localidad "Monte Bolca", en el Norte de Italia, perteneciente al Eoceno, contiene peces con un excelente grado de conservación, además de restos bien conservados de otros vertebrados marinos y terrestres, invertebrados y plantas. Se encuentran en calizas, representando ambientes arrecifales, litorales y lagunares. Existe gran cantidad de material vulcanoclástico rodeando el estrato carbonatado, lo que sugiere que estos organismos murieron por un evento volcánico provocando un enterramiento catastrófico. El tipo de conservación es permineralización (Bottjer *et al.* 2002).

En estos ejemplos de conservación excepcional observamos que existen características que se repiten, sedimentos finos y un rápido enterramiento, las cuales se encuentran dentro de las condiciones necesarias para que se conserven organismos de cuerpo blando o delicados, tales como transporte mínimo, ambiente anóxico, enterramiento rápido o catastrófico, formación de minerales como pirita, carbonatos o fosfatos en el organismo, entre otros (Allison & Briggs 1991).

En lugares donde se encuentran estas condiciones, existen grandes probabilidades de que los organismos se preserven como fósiles de una manera excepcional, y en este caso, el ofiuroideo estudiado presenta condiciones como

transporte moderado, enterramiento rápido en sedimentos finos, y formación de minerales silíceos.

Otros ejemplos de conservación excepcional o Lagerstätten, se observan en las capas de ofiuroides fósiles o "Brittlestars beds", en las cuales existen grandes acumulaciones de éstos organismos y logran conservarse por las mismas características ambientales antes mencionadas (Tabla 3).

<b>EDAD</b>	<b>LOCALIDAD</b>
<b>Pleistoceno</b>	<b>Dunbar, Escocia<sup>1</sup></b>
<b>Plioceno-Pleistoceno</b>	<b>Hijikata, Japón<sup>4</sup></b>
<b>Plioceno</b>	<b>Almejas, México<sup>7</sup></b>
<b>Mioceno tardío</b>	<b>Caliza Sta. Margarita, E.U.A.<sup>5</sup></b>
<b>Eoceno tardío</b>	<b>La Meseta, Antártica<sup>2</sup></b>
<b>Jurásico tardío</b>	<b>Solnhofen, Alemania<sup>1</sup></b>
<b>Jurásico tardío</b>	<b>Schofgraben, Suiza<sup>1</sup></b>
<b>Jurásico tardío</b>	<b>La Voulte-sur-Rhône, Francia<sup>1</sup></b>
<b>Jurásico medio</b>	<b>Weymouth, Inglaterra<sup>1</sup></b>
<b>Jurásico temprano</b>	<b>Lias of Dorset, Inglaterra<sup>3</sup></b>
<b>Triásico tardío</b>	<b>Allgäu, Alemania<sup>1</sup></b>
<b>Triásico medio</b>	<b>Mergentheim, Alemania<sup>1</sup></b>
<b>Triásico medio</b>	<b>Weimar, Alemania<sup>1</sup></b>
<b>Triásico medio</b>	<b>Roitzka, Polonia<sup>1</sup></b>
<b>Misisipico temprano</b>	<b>Royalton, E.U.A.<sup>1</sup></b>
<b>Devónico tardío</b>	<b>Angerbachtal, Alemania<sup>1</sup></b>
<b>Devónico tardío</b>	<b>Velbert, Alemania<sup>1</sup></b>
<b>Devónico tardío</b>	<b>Arkona, Canadá<sup>1</sup></b>
<b>Ordovícico medio</b>	<b>Kirkfield, Canadá<sup>1</sup></b>
<b>Ordovícico</b>	<b>V Podzamci, Rep. Checa<sup>5</sup></b>

Tabla 3. Localidades donde se han encontrado capas de ofiuroides. (Modificado de Aronson & Sues 1988).

<sup>1</sup> Aronson & Sues 1988., <sup>2</sup> Blake & Aronson 1998., <sup>3</sup> Clarkson 1986.,

<sup>4</sup> Ishida *et al.* 1996., <sup>5</sup> Mikulas *et al.* 1995., <sup>6</sup> Tasch, 1980., <sup>7</sup> Buitrón *et al.* 1994.

## DISCUSIÓN

El ejemplar N° 2166 depositado en la Colección Paleontológica del Instituto de Historia Natural del Estado de Chiapas tiene una conservación excepcional debido a que presenta ciertos aspectos como son: un esqueleto casi completo y articulado; en donde se puede observar detalles muy finos de su anatomía tales como la presencia de dientes o papilas, marco de la boca completo, madreporita, placas peristomales, placas genitales, y la forma de las vértebras.

Por otro lado, se asume que el ejemplar N° 02/159 depositado en la Colección Paleontológica del Museo de Paleontología de la Facultad de Ciencias, UNAM, el cual fue encontrado en una localidad dentro del Municipio de Manuel Benavides en el Estado de Chihuahua, pertenece a las capas que ahí afloran y que forman parte de la Formación Aguja del Cretácico superior; ya que éste organismo es sumamente delicado y se encuentra completo, por lo tanto, el transporte de la roca que contiene al fósil tuvo que ser mínimo y provenir de esa región.

Existen diferentes clasificaciones que proponen varios autores, como Fell 1960, que se basa únicamente en caracteres externos, Matsumoto 1915, que aplica caracteres internos (como el tipo de poro que divide a las vértebras en mitades) y externos, o Hotchkiss y colaboradores (1999a y b), que basan su clasificación en placas separadas o aisladas. Estas clasificaciones dependen básicamente del grado de conservación que presenta el material, de la preservación de la cara oral o aboral del espécimen, o de la disponibilidad de placas aisladas, lo cual no siempre ocurre; por lo tanto, queda muy claro que los diferentes autores han trabajado a lo largo de la historia con la información que les brinda el registro fósil.

La clasificación basada en restos fósiles aislados, o parataxonomía, presenta dificultades cuando el esqueleto comprende elementos de morfología diferente, o mezclas de placas de distintos individuos, y en diferente estado de desarrollo; inclusive, elementos o placas de diferentes especies; por esta razón, se prefirió no basar la clasificación en placas aisladas de los ejemplares, aunque podrían complementar las descripciones del ejemplar si se encuentran presentes.

Seguramente el registro fósil de los ofiuroideos sería mucho más completo y abundante si éstos animales se encontraran bajo las condiciones necesarias para su preservación, como se observa en las "Brittlestars beds" o capas de ofiuroideos, donde existen densas acumulaciones de éstos organismos y logran conservarse por un enterramiento rápido de sedimentos finos, principalmente.

En la actualidad, los ofiuroideos son los equinodermos más abundantes en cuanto a número de especies (diversidad), y tomando en cuenta las densas acumulaciones de ofiuroideos pertenecientes a otras épocas, se piensa que a lo largo del tiempo geológico los ofiuroideos han sido, en realidad abundantes y diversos, pero debido a su fácil destrucción (cuerpo delicado y quebradizo), a una rápida desarticulación, y a que no cumplían con las condiciones necesarias, no han logrado conservarse y su registro fósil es escaso. También sería importante saber reconocer marcas o rastros que estos animales dejan en el sedimento, ya que seguramente esto haría que su registro fósil aumentara; igualmente, hacer una buena interpretación y búsqueda de los osículos aislados que se dispersan con gran facilidad, ya que éstos son mucho más abundantes en el registro fósil que aquellos organismos con cuerpo completo (Hotchkiss *et al.* 1999a y b). Puede que los osículos aislados no tengan mucha importancia taxonómica debido a que no existe ningún tratado monográfico que los describa (Rasmussen 1951), pero éstos nos dan una idea de la presencia y abundancia de ofiuroideos en ciertos sedimentos donde se creía no había.

Si lo anterior es cierto, deberíamos pensar que la interpretación de su historia evolutiva se ha visto modificada y alterada por la falta de registro y quizá tengamos que volver a pensar en la idea de que sólo hasta ahora son exitosos como grupo biológico; tal vez siempre han sido diversos y abundantes, pero en ausencia de evidencias concretas (excepto por las densas acumulaciones de ejemplares, "brittlestars beds") nos hemos visto forzados a interpretarlos como un grupo "poco diverso y poco exitoso" a lo largo del tiempo geológico. Desde mi punto de vista, preferiría modificar ésta última interpretación y concebirlos como un grupo que no siempre tuvo la suerte de dejarnos un registro amplio, pero sí un registro fascinante que representa un reto para la investigación paleontológica.

## CONCLUSIONES

El ejemplar N° 2166 depositado en la Colección Paleontológica del Instituto de Historia Natural del Estado de Chiapas pertenece a la Familia Ophiroleucidae Matsumoto, 1915, debido principalmente a la forma en que se encuentran insertados los brazos al disco y el grado de fusión entre ellos.

Dicho ofiuroido presenta una conservación excepcional debido a la constitución del endoesqueleto, al tipo de fosilización, a su pequeño tamaño, y principalmente al tipo de sedimento y al rápido enterramiento.

Este ejemplar es único para el Eoceno medio, único registro fósil cercano geográficamente hablando, y por no existir ninguna forma parecida en la literatura consultada que se le compare.

El ejemplar N° 02/159 depositado en la Colección Paleontológica del Museo de Paleontología de la Facultad de Ciencias, UNAM, pertenece a la Familia Amphiuroidae Ljungman, 1867, debido principalmente a la forma en que los brazos se encuentran insertados al disco, y la forma de las espinas.

Hasta el momento, estos dos ejemplares de ofiuroidos son los únicos descritos detalladamente para nuestro País.

El registro de ofiuroidos fósiles de México, consta en la actualidad de 24 ejemplares, sin contar la densa capa de ofiuroidos de Baja California Sur de edad Pliocénica, la cual debe constar de varios cientos de especímenes.

Las interpretaciones sobre la historia evolutiva basada en el registro fósil de los ofiuroidos, ha sido modificada y mal interpretada debido a que estos organismos son endebles y fácilmente son degradados o destruidos después de su muerte; sin embargo, algunas combinaciones peculiares de factores biológicos y geológicos permiten que estos organismos logren conservarse en buen estado al convertirse en fósiles. Desafortunadamente, el sesgo existente en este grupo de equinodermos es notable y aún se requiere de una mayor cantidad de fósiles para lograr reconocer con precisión su historia evolutiva.

Este trabajo representa un avance en este sentido, dado que se describen por primera vez los detalles anatómicos de dos ofiuroides fósiles de México, y además se escribe un listado de todos los ofiuroides fósiles encontrados en nuestro País, que hasta ahora sólo aparecen en publicaciones informales, o fueron conocidos por el autor a través de comunicaciones personales.

## BIBLIOGRAFÍA

- Aguilar-Piña, M., 1993, Bioestratigrafía general del Terciario (Paleógeno) de la Localidad El Jobo, Tuxtla Gutiérrez, Chiapas. Tesis Profesional: Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 59 p.
- Aizenberg, J., Tkachenko, A., Weiner, S., Addadi, L., Hendler, G., 2001, Calcitic microlenses as part of the photoreceptor system in brittlestars: *Nature*, 412, p. 819-822.
- Allison, P., & Briggs, D., 1991, The Taphonomy of Soft-bodied animals, *in* Donovan, S., (ed.), *The Processes of fossilization*: Columbia University Press, New York, p. 121-140.
- Applegate, S., 1996, An Overview of the cretaceous fishes of the quarries near Tepexi de Rodríguez, Puebla, México, *in* Arratia, G., & Viohl, G., (eds.), *Mesozoic Fishes-Systematics and Paleoecology*, p. 529-538.
- Aronson, R., 1987, Predation on fossil and Recent ophiuroids: *Paleobiology*, 13(2), p. 187-192.
- Aronson, R., & Sues, H., 1988, The fossil record of brittlestars beds, *in* Burke, R., Mladenov, P., Lambert, P., Parsley, R., (eds.), *Echinoderm biology*: A.A. Balkema Publishers, Netherlands, p. 147-148.
- Avendaño-Gil, M., 2002, Paleobiología de los gasterópodos Eocénicos de la Depresión Central de Chiapas, México. Tesis de Maestría: Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 65 p.

- Ayala-Castañares, A. 1965, Estudio de Algunas Algas Calcáreas del Cretácico Superior y del Eoceno de la Región Central del Estado de Chiapas, México: Paleontología Mexicana, 22, 15 p.
- Bambach, R., 1985, Classes and Adaptive Variety: The Ecology of Diversification in Marine Faunas through the Phanerozoic, *in* Valentine, J., (ed.), Phanerozoic Diversity Patterns, Profiles in Macroevolution: Princeton University Press, Princeton, p. 191-253.
- Barnes, R., y Ruppert, E., 1996, Zoología de los Invertebrados: McGraw-Hill Interamericana, México, 1114 p.
- Blake, D., 1980, Post-Paleozoic Asterozoa, *in* Broadhead, T., & Waters, J., (co-eds.), Echinoderms, Notes for a short course: Paleontological Society and the Southeastern Section of the Paleontological Society, Atlanta, p. 200-214.
- Blake, D., & Aronson, R., 1998, Eocene Stelleroids (Echinodermata) at Seymour Island, Antarctic Peninsula: J. Paleont., 72 (2), p. 339-353.
- Boardman, R., Cheetham, A., Rowell, A., (eds.), 1987, Fossil Invertebrates: Blackwell Science Editorial, England, 713 p.
- Bottjer, D., Etter, W., Hagadorn, J., Tang, C., (eds.), 2002, Exceptional Fossil Preservation, A Unique View on the Evolution of Marine Life: Columbia University Press, New York, 403 p.
- Buitrón, B., y Solís-Marín, F. A., 1993, La Biodiversidad en los equinodermos Fósiles y Recientes de México, *in* Gío-Argáez, R., y López-Ochoterena, E., (eds.), Diversidad Biológica en México: Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM, México, p. 209-231.

- Buitrón, B., Solís Marín, F. A., Miranda J. C., y Miranda J. B., 1994, El Hallazgo de un Ofiuroidea Pliocénico de la Región de Vizcaíno, Baja California Sur: Libro de Resúmenes XII Convención Geológica Nacional, Sociedad Geológica Mexicana, A. C., p. 26-27.
- Butterlin, J., 1981, Clave para la determinación de Macroforaminíferos de México y el Caribe, del Cretácico superior al Mioceno medio: IMP, Subdirección de Tecnología de Exploración, México.
- Cabrera, F., Narváez, G., Chávez, J. M., Hernández, R., Alcántara, J., y Gómez F., 1982, Exploración Carbonífera en la Cuenca de Ojinaga, Chihuahua: Comisión Federal de Electricidad, p. 41-61.
- Clarkson, E. N. K., 1986, Invertebrate Palaeontology and Evolution: Allen and Unwin Publisher, UK, 382 p.
- Donovan, S., 1991, The Taphonomy of Echinoderms: calcareous multi-elements skeletons in the marine environment, *in* Donovan, S., (ed.), The Process of fossilization: Columbia University Press, New York, p. 241-270.
- Durham, J. W., Arellano, A. R. V., Peck, J. H., 1955, Evidence for no Cenozoic Isthmus of Tehuantepec Seaways: Geological Society of America Bulletin, 66, p. 977-992.
- Espinosa Arrubarena, L., Montellano Ballesteros, M., Applegate, S., (coord.), 2000, Paleontological highlight of the Mixteca Poblana in Central México, *in* Carranza-Castañeda, O., (ed.), Guide book of the field trips: Society of Vertebrate Paleontology, UNAM, p. 85-130.

- Feldmann, R., Vega, F., Applegate, S., Bishop, G., 1998, Early Cretaceous Arthropods from the Tlayúa Formation at Tepexi de Rodríguez, Puebla, México: *J. Paleont.*, 72 (1), p. 79-90.
- Fell, B., 1960, Synoptic keys to the Genera of Ophiuroidea: Zoology Publications from Victoria University of Wellington, 26, 44 p.
- Fell, B., 1962, Evidence for the validity of Matsumoto's Classification of the Ophiuroidea: *Seto Marine Biol. Lab. Publ.*, 10 (2), p. 145-152.
- Ferrusquía-Villafranca, I., 1996, Contribución al conocimiento geológico de Chiapas-El Área Ixtapa-Soyaló: Boletín 109, Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, 130 p.
- Ferrusquía-Villafranca, I., Applegate, S., Espinosa-Arrubarrena, L., 2000, First Paleogene Selachifauna of the Middle American-Caribbean-Antillean Region, La Mesa de Copoya, West-Central Chiapas, Geologic Setting: *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, 17 (1), p. 1-23.
- García, P., Sour, F., y Montellano, M., 1997, Paleontología: Coordinación de Servicios Editoriales, Facultad de Ciencias, UNAM, 246 p.
- Gardner, J. 1934, Early Tertiary Species of Gasteropods from the Isthmus of Tehuantepec: *J. Washington, Acad. Sc.*, 24 (6), p. 241-248.
- Goldring, R., 1999. *Field Palaeontology*, Second Edition: Addison Wesley Longman, Singapore, 191 p.
- Goldring, R., & D. G. Stephenson., 1972, The depositional environment of three starfish beds: *Neues Jb. Geol. Palaontol. Mh.*, 10, p. 611-624.

Gray, J.E., 1840, A synopsis of the genera and species of the class Hypostoma (Asterias Linn.): Ann. & Mag. Nat. History, 6, p. 175-184, 275-290.

Gutierrez Gil, R., 1956, Geología del Mesozoico y Estratigrafía Pérmica del Estado de Chiapas: Cong. Geol. Int. XXa Sección Guía C-15. IMP.

Helbig, C., 1976, Chiapas, Geografía de un Estado Mexicano, Tomo I: Publicación del Gobierno del Estado de Chiapas, México, 365 p.

Hendler, G., Miller, J., Pawson, D., y Kier, P., 1995, Sea Stars, Sea Urchins, and Allies, Echinoderms of Florida and the Caribbean: Smithsonian Institution Press, Washington and London, 390 p.

Hickman, C., Roberts, L., Larson, A., 1995, Integrated Principles of Zoology, Ninth Edition: Wm. C. Brown Publishers, USA., 901 p.

Hotchkiss, F., Prokop, R., Petr, V., 1999, Isolated skeletal ossicles of a new brittlestar of the Family Cheiropterasteridae Spencer, 1934 (Echinodermata: Ophiuroidea) in the Lower Devonian of Bohemia (Czech Republic): Journal of the Czech Geological Society, Praha, 44 (n. 1-2).

Hotchkiss, F., Prokov, R., Petr, V., 1999, Isolated Vertebrae of Brittlestars of the Family Klasmuridae Spencer, 1925 (Echinodermata: Ophiuroidea) in the Devonian of Bohemia (Czech Republic): Journal of the Czech Geological Society, Praha, 44 (3-4), p. 329-333.

Ishida, Y., Tanabe, T., Ito, T., Hachiya, K., 1996, Fossil Ophiuroids from The Hijikata Formation Kakegawa Group (Plio-Pleistocene), Shizuoka Prefecture, Central Japan: Abstracts. 9<sup>th</sup> International Echinoderm Conference San Francisco, USA.

Lamarck, J. B. A., 1816, Histoire Naturelle des Animaux sans Vertébrés, présentant les caracteres généraux et particuliers de ces animaux, leur distribution, leurs classes, leurs familles, leurs genres, et la citation des principales espèces qui s'y rapportent; Précédés d'une Introduction offrant la Détermination des caracteres essentiels de l'Animal, sa distinction du Vegetal et des autres corps naturels, en fin, l'Exposition des Principes fondamentaux de la Zoologie, Tome Second: Libraire Verti'pere, Paris, 568 p.

Lawrence, J., 1987, A functional biology of echinoderms: The Johns Hopkins University Press, Great Britain, 340 p.

Lewis, R., 1980, Taphonomy, *In* Broadhead, T., Waters, J., (co-eds.), Echinoderms, Notes for a short course: Paleontological Society and the Southeastern Section of the Paleontological Society, Atlanta, p. 27-39.

Ljungman, A., 1867, Om nagra nya arter af Ophiuruder: Ofversigt af Kongl. VetenskapsAkaddemiens Forhandlingar, p 163-166.

Matsumoto, H., 1915, A New Classification of the Ophiuroidea: with descriptions of new genera and species: Acad. Nat. Sca. Philadelphia, Proc., 67, p. 43-92.

Matsumoto, H., 1917, A monograph of Japanese Ophiuroidea arranged according to a new classification: Tokyo Univ., Jour. Coll. Sci., 38, art. 2, 408 p.

Meyer, D., 1971, Post mortem disarticulation of recent crinoids and ophiuroids under natural conditions: Abstracts: Geological Society of America, 3, p. 645-646.

Michaud, F., 1987, Stratigraphie et Paléogéographie du Mésozoïque de Chiapas (Sud-Est de Mexique): Université Pierre et Marie Curie, Paris.

Mikulas, R., Petr, V., Prokop, R., 1995, The first occurrence of a "brittlestar bed" (Echinodermata, Ophiuroidea) in Bohemia (Ordovician, Czech Republic): Bull Czech Geol. Survey, Praha, 70 (3), p. 17-24.

Moore, R. C., & Teichert, C., (eds.), 1966a, Treatise on Invertebrate Paleontology Part U, Echinodermata 3<sup>(1)</sup>: The Geological Society of America and The University of Kansas Press, USA, p. 1-366.

Moore, R. C., & Teichert, C., (eds.), 1966b, Treatise on Invertebrate Paleontology Part U, Echinodermata 3<sup>(2)</sup>: The Geological Society of America and The University of Kansas Press, USA, p. 367-695.

Muller, J., & Troschell, F. H., 1840, Gattungen der Ophiuren: Wiegmanns Archiv. Naturgesch. 6 (1).

Quiroz-Barroso, S., y Sour-Tovar, F., 1995, Nuevo Registro de Ofiuroideo (Ophiurinae) para el Pensilvánico de América del Norte, proveniente de la Formación Ixtaltepec, Oaxaca: Memoria del V Congreso Nacional de Paleontología, Resúmenes: Sociedad Mexicana de Paleontología, p. 31.

Rasmussen, H. W., 1950, Cretaceous Asteroidea and Ophiuroidea, with special reference to the species found in Denmark: Danmarks Geol. Unders., ser. 2 (77), 134 p.

Rasmussen, H. W., 1951, Cretaceous Ophiuroidea from Germany, Sweden, Spain and New Jersey: Dansk. Geol. Foren., Medd., 12, p. 47-57.

Tasch, Paul., 1980, Paleobiology of the Invertebrates, Second Edition: John Wiley and Sons, USA., 975 p.

Timoshenko, S., 1983, *History of Strength of Materials*: Dover Publications, United Kingdom.

Vega, F., Feldmann, R., García-Barrera, P., Filkorn, H., Pimentel, F., Avendaño, J., 2001, Maastrichtian Crustacea (Brachyura: Decapoda) from the Ocozocuatla Formation in Chiapas, Southeast Mexico: *J. Paleontol.*, 75 (2), p. 319-329.